ORSAY
Série A, n°
N° d'ordre :

693

Inscrit aux archives originales du
Centre de Documentation
du C. N. R. S. sous le N°
A. O. 4796

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY

UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christiane BALTARDIVE-GARDOU

Recherches biosystématiques sur la section *JACEA* Cass. et quelques sections voisines du genre *CENTAUREA* L. en France et dans les régions limitrophes.

SOUTENUE LE 1ER 10 1970, DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN

MM. GUINOCHET : PRÉSIDENT

MANGENOT
DEMARLY
GORENFLOT
FAVARGER
} EXAMINATEURS

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544714_0029

ORSAY
Série A, n°
N° d'ordre :
693

Inscrit aux archives originales du
Centre de Documentation
du C. N. R. S. sous le N°
A. O. 4796

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christiane BALTARDIVE-GARDOU

Recherches biosystématiques sur la section *JACEA* Cass. et quelques sections voisines du genre *CENTAUREA* L. en France et dans les régions limitrophes.

SOUTENUE LE 1ER 10 1970, DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN

MM. GUINOCHET : PRÉSIDENT
MANGENOT
DEMARLY
GORENFLOT
FAVARGER
} EXAMINATEURS

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer nos résultats, nous tenons à remercier tout spécialement Monsieur le Professeur GUINOCHET qui, après nous avoir enseigné la Botanique, a bien voulu nous accueillir dans son laboratoire et guider notre travail de recherche : sa parfaite connaissance des plantes, en particulier du genre Centaurea L., nous a permis d'accéder rapidement au coeur du problème.

Monsieur le Professeur MANGENOT nous fait l'honneur de s'associer à notre Jury ; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre profonde gratitude.

Nous sommes particulièrement reconnaissante à Monsieur le Professeur FAVARGER, éminent spécialiste de la caryosystématique, d'avoir bien voulu nous envoyer des plantes et d'avoir accepté, malgré ses nombreuses charges, de juger ce travail.

Monsieur le Professeur GORENFLOT, en relisant notre manuscrit, nous a fait largement bénéficier de ses conseils. Nous le remercions d'être le rapporteur de nos résultats.

Monsieur le Professeur DEMARLY, malgré ses nombreuses occupations, a accepté de s'intéresser à nos travaux.

Nos remerciements vont en outre à toutes les personnes qui nous ont fait parvenir du matériel : M. le Professeur BIDAULT, Faculté des Sciences de Besançon, La Bouloie ; M. le Professeur EHRENDORFER, Naturhistorischen Museums, Wien; Mr GUITTONNEAU, Faculté des Sciences d'Orléans, La Source ; Mr KERGUELEN, Laboratoire des plantes fourragères de Rouen ; M. le Professeur LOISEAU, Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand ; M. le Professeur LOVRIC, Botanical institute, Université de Zagreb ; Mr MATHEZ, Institut Scientifique cherifien de Rabat ; M. le Professeur PIGNATTI, Instituto Botanico de Trieste ; M. le Professeur RIVAS-GODAY, Faculté de Pharmacie de Madrid.

Nous remercions aussi tous nos collègues du Laboratoire d'Orsay qui ont bien voulu se charger de récolter des Centaurées à l'occasion de leurs déplacements.

Sans la participation efficace et amicale de Mr M. ROUX et Mr BRIANNE qui se sont chargés de l'analyse factorielle des correspondances sur nos données, nous n'aurions pu éclaircir certains problèmes morphologiques. Leur concours a été indispensable en ce domaine : que tous deux trouvent ici le témoignage de notre profonde reconnaissance.

La réalisation pratique de nos expériences n'aurait pu se faire sans le concours efficace de Mrs PONCET et COUDRIN, jardiniers du Laboratoire.

Nous remercions enfin tous ceux qui ont participé à la réalisation technique de ce mémoire, travail particulièrement délicat et fastidieux : Mr LEFEVRE, Mmes et Melles CAHEN, GAZET, PAGE, PONCET, REGAGNON, ROCHE, TREVET.

INTRODUCTION

Le genre Centaurea L., envisagé au sens large, comporte un grand nombre d'espèces : 700 environ. D'après L. EMBERGER (dans M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, 1960), il en existerait 34 en France. La plupart sont méditerranéennes. Une étude biosystématique de tout le genre serait bien trop vaste et trop complexe, tout au moins si on l'effectuait de front. Nous avons préféré étudier d'abord un taxon et, de proche en proche, éssayé de le replacer dans son contexte, c'est-à-dire par rapport à quelques autres taxons du genre.

Nous avons choisi Centaurea jacea L. comme premier sujet d'étude, parce qu'il est largement représenté dans toute la France et, surtout, parce que ses taxons infraspécifiques présentent un polymorphisme tel que leur identification, avec l'aide des flores courantes, est souvent impossible.

Le genre Centaurea L. a été subdivisé par H. CASSINI (1826) en 32 sections. Cette subdivision a été reprise par O. HOFFMANN (1897) qui a scindé le genre en 41 sections, tout en conservant la section jacea telle qu'elle avait été conçue par H. CASSINI.

Cette section avait elle-même été divisée en deux sous-sections par E. BOISSIER (1875) : les sous-sections eujaceae et phrygiae, différant entre elles essentiellement par des caractères de l'écaille de l'involucre. Dans la sous-section eujaceae, E. BOISSIER plaçait les types décrits par C. von LINNE (1753) C. jacea L. et C. amara L., ainsi que C. nigrescens, décrit par C.L. WILLDENOW (1804). Ultérieurement,d'autres auteurs, J. BRIQUET (1902), G. ROUY (1904), J. ARENES (1957) ajoutèrent, dans cette même sous-section, les taxons C. nigra L. et C. pratensis Thuill.

Or, depuis le développement de la systématique classique, ces taxons ont fait l'objet de nombreuses études, car l'extrême variabilité des caractères végétatifs et des caractères floraux avait attiré l'attention des botanistes. On assiste alors à une pulvérisation des types initiaux. Ainsi, A. von HAYEK (1918) au sujet du C. jacea L. ssp. jacea (Gugler) Gremli (= C. jacea de Linné) ne décrit pas moins de trois variétés, six sous-variétés et dix formes. Ces taxons diffèrent entre eux par la taille des capitules, celle des fleurs rayonnantes, la couleur des fleurs, celle des écailles de l'involucre, la forme des feuilles et celle des appendices des écailles.

Maints taxons ayant ainsi été décrits, des controverses au sujet de leur place par rapport aux types linnéens du groupe n'ont fait qu'embrouiller un peu plus la connaissance que l'on pouvait avoir d'une telle espèce.

De nombreux auteurs, G. ROUY (1905), A. von HAYEK (1918), sont d'accord pour regrouper sous le nom de C. jacea L. les deux types linnéens C. amara L. et C. jacea L. Les deux espèces linéennes prennent alors le rang de sous-espèce avec, respectivement, les noms de :

- ssp. angustifolia Gremli (= C. amara L. sensu amplo)
- ssp. jacea Gremli (= ssp. eujacea Gugler)

Plusieurs tendances ont pris jour :

- La première, suivant C. LINNE (1753), ne place dans le groupe du C. jacea L. sensu stricto, défini précédemment, que des plantes possédant exclusivement des écailles involucrales entières.
- La seconde tend à y inclure toutes les formes à écailles involucrales à bords plus ou moins ciliés ou pectinés qui établissent le passage progressif vers certains taxons voisins tels que le C. nigra L. et le C. pratensis Thuill. (A. von HAYEK (1918), J. ARENES (1939)) = C. jacea L. sensu lato.
- Enfin, certains auteurs, comme par exemple J. BRIQUET (1931), poussent les choses beaucoup plus loin, en regroupant dans une vaste espèce collective, C. jacea L. sensu ampliato, les taxons à écailles entières, ciliées et pectinées, de telle sorte que l'on trouve réunis dans un vaste complexe les types initiaux des C. jacea L., C. amara L., C. nigra L., C. pratensis Thuill., ainsi que les termes de passage entre eux.

Ce point de vue synthétique rabaisse au rang de sous-espèces les espèces linéennes déjà citées, mais il a l'avantage de regrouper sous le nom de C. jacea L. toutes les formes incertaines que l'on avait du mal à identifier et à classer : C. fimbriata Gugler (1904), C. semi-fimbriata Gugler (1904), C. Dumortieri Thys. (1869), C. semi-pectinata Gremli (1878), etc...

Ultérieurement, E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954) montrèrent, par une étude morphologique et génétique, que les taxons C. jacea L., C. nigra L. et C. nemoralis Jord. étaient interfertiles. Les différents degrés d'hybridation seraient, d'après ces auteurs, à l'origine de la complexité de la section Jacea Cass. en Angleterre.

Ainsi, de nombreuses contradictions sont apparues dans les principales études systématiques poursuivies jusqu'à présent chez Centaurea jacea L. Selon les auteurs, en effet, ce taxon peut avoir un sens plus ou moins vaste et englober plus ou moins de taxons de la section Jacea Cass.

Il est donc important chez C. Jacea L. de connaître, d'une part la nature du polymorphisme et ses fondements génotypiques ainsi que les barrières d'isolement si elles existent, d'autre part les relations entre populations et conditions écologiques. Un premier pas a été effectué dans ce sens par E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954).

La biosystématique possède actuellement des méthodes d'investigation qui permettent d'approfondir la connaissance des phénomènes biologiques et des caractères morphologiques. En effet, la comparaison d'un grand nombre de populations, d'un grand nombre d'individus par population, d'un grand nombre de caractères par individu n'a été rendue possible que par l'utilisation des ordinateurs. De ce fait, on dispose actuellement de moyens qui nous permettent d'éprouver sur des bases objectives la ressemblance des individus ou des populations.

C'est de l'ensemble des caractères morphologiques et biologiques que pourront être dégagées les bases essentielles de la systématique du C. Jacea L. ; notre but n'est pas de repenser la systématique classique mais, à l'aide de méthodes modernes, de comprendre la complexité d'un tel taxon.

C'est ainsi que nous étudierons successivement chez C. Jacea L. :

- la caryologie
- la morphologie comparée : étude des caractères végétatifs, des caractères floraux et de leur variation.
- la génétique : réalisation de croisements expérimentaux et étude de leur descendance. Etude d'hybrides naturels.
- la phytosociologie et la biogéographie : étude des différents taxons dans leur milieu naturel et leur répartition.

A la suite de ce travail, nous tenterons de définir les différents taxons du C. Jacea L., de déterminer les principaux caractères qui y participent et de différencier les caractères les plus anciens de ceux nouvellement acquis, puis les causes biologiques du polymorphisme.

CHAPITRE I

MATERIEL ET TECHNIQUE

I - Récolte du matériel

Un travail de taxonomie expérimentale repose sur l'étude des populations naturelles et en culture. A cette fin, nous avons essentiellement étudié des populations que nous avons récoltées nous-même, principalement en France, et pour lesquelles nous avons noté le maximum de renseignements sur la localisation, le groupement phytosociologique dont elles faisaient partie, etc...

Pour chaque station de Centaurées vivaces, les touffes prélevées au hasard sont scindées en deux parties : la première est mise en herbier, la seconde fournit les plantes en culture au jardin expérimental.

Pour les Centaurées annuelles ou bisannuelles, un échantillonnage au hasard est fait dans chaque population parmi les exemplaires fleuris qui ne reprennent pas en culture. Ces échantillons sont mis en herbier, tandis que des akènes ou de jeunes individus, non fleuris, sont récoltés et mis en culture.

II - Mode de culture et conditions de germination.

Les plantes récoltées, vivaces ou non, ne fleurissent pas l'année de leur récolte, mais seulement après un hiver passé en culture.

D'autre part, suivant la date du semis, les akènes ne germent pas toujours et les plantes qui en sont issues ne fleurissent pas forcément l'année du semis. Nous avons en effet remarqué que :

a) le pourcentage de germination est plus élevé dans les semis de septembre que dans les semis printaniers.

b) le pourcentage de plantes fleurissant la première année est plus élevé lorsque les plantes ont passé au moins 13 jours au froid (température inférieure à -4°).

En conséquence, nous avons effectué tous les semis sur pots en septembre, sous châssis froid au jardin expérimental, de façon à obtenir, dans le minimum de temps, des plantes aptes à fleurir et à se reproduire.

III - Technique cytologique. Les dénombrements chromosomiques et l'établissement des caryogrammes ont été effectués pour la plupart après écrasement d'apex radiculaires, de bases foliaires ou de bases de pétales.

Nous avons utilisé, comme prétraitement, l' α monochloronaphtalène, en solution saturée, pendant 2 à 3 heures, et, comme colorant, l'orcéine acétique. Certaines espèces de nature plus délicate, telles que C. paniculata L., C. uniflora Turra, n'ont pu être traitées selon cette méthode : nous avons alors utilisé la méthode des coupes de méristèmes radiculaires inclus dans la paraffine après fixation au Navaschine ou à l'alcool acétique 3 pour 1. Les coupes furent colorées au violet de gentiane ou par la méthode de Feulgen.

Pour l'étude des méioses, nous avons réalisé, après prétraitement à l'alun de fer et acide chlorhydrique, puis fixation au Carnoy, des écrasements d'anthères avec coloration au carmin acétique.

Les grains de pollen ont été colorés dans le mélange de safranine-glycérine décrit par S. ESSAD (1962):

- Safranine à 1% dans l'alcool à 95% 1 partie
- Glycérine 2 parties
- Eau distillée 1 partie

Les doublements des nombres chromosomiques ont été obtenus par une application de pommade à la colchicine. On réalise la pommade au mortier en utilisant :

- 3 parties de lanoline
- 1 partie de solution aqueuse de colchicine,

ces proportions étant données en poids

Poids de colchicine	Poids d'eau	Poids de lanoline	Concentration de la pommade en colchicine
0,05 g	4,95 g	15 g	0,25 %
0,10 g	4,90 g	15 g	0,50 %
0,15 g	4,85 g	15 g	0,75 %
0,20 g	4,80 g	15 g	1 %

La pommade obtenue a une consistance crémeuse, jaune pâle; elle est placée à l'abri de l'air (flacons émeri) et de la lumière.

Nous avons opéré soit sur de jeunes plantules, au moment où les cotylédons s'étalent, soit sur de jeunes bourgeons au tout début du printemps. Dans les deux cas, on procède à 3 badigeonnages successifs à trois jours d'intervalle.

Le sujet traité a des cotylédons charnus et des feuilles rabougries au début, puis il reprend de la vigueur. Pour les Centaurées étudiées, la pommade à 1 % de colchicine paraît la plus efficace. Le taux de mortalité est très élevé dans un tel traitement.

Fig. 1 - Métaphases somatiques (racines colorées à l'orcéine):

A., C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. Weldeniana Rchb. (pop. n° 639).

B., C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. (pop. n° 1257).

CHAPITRE II

CARACTERES CYTOLOGIQUES

Le nombre de chromosomes a déjà fait l'objet de nombreuses études chez les Centaurées : parmi les plus récentes, citons celles de M. GUINOCHET (1957), M. GUINOCHET et J. FOISSAC (1962), C.R. TONIAN (1968).

L'examen des données bibliographiques montre que la polyploïdie, bien que présente dans de nombreuses sections, n'est pas très élevée. Le plus grand nombre de chromosomes cité dans la bibliographie est celui du C. collina L. à 2n = 60 (section Acrocentron Cass.) qui est vraisemblablement hexaploïde (B. ROY, 1937, C. GARDOU, 1969).

Il en résulte que l'on ne trouve pas dans le genre Centaurea de séries polyploïdes semblables à celles qui sont citées dans d'autres genres comme Festuca ovina L. (M. BIDAULT, 1968) ou Mercurialis annua L. (B. DURAND, 1963) et plus spectaculairement encore chez les Rumex (A. LOVE, 1942).

On pourrait rapprocher le cas du Centaurea de celui du genre Crepis chez lequel E.B. BABCOCK (1947) a montré que la variation du nombre de chromosomes dépendait surtout de la variation du nombre de base x. Ainsi, dans le genre Centaurea, trouve-t-on les nombres de base 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16. Cependant, M. GUINOCHET (1957) indique que : "d'une façon générale, chaque section paraît n'avoir qu'un seul nombre de base". Pour la section Jacea Cass., ce nombre est x = 11 et C. jacea L., plus précisément, n'est représenté que par deux catégories de cytotypes, l'une diploïde à 2x = 22, l'autre tétraploïde à 4 x = 44 chromosomes (Fig. 1).

A - NOYAU INTERPHASIQUE

En ce qui concerne les divers cytotypes de C. jacea L. étudiés ici, il est possible de rattacher la structure des noyaux interphasiques au type décrit par C. DELAY (1947) sous la dénomination "eurétiqué chromocentrique", mais le début de la prophase est marqué par un élargissement des mailles du réseau de chromatine, ce qui fait ressortir la présence des chromocentres. Par ailleurs, lorsqu'on examine

avec soin un certain nombre de préparations des différents cytotypes étudiés, chez les diploïdes, la charpente de chromatine est peu visible, ce qui rapproche le noyau du type "eu-chromocentrique" ; au contraire, elle est beaucoup plus marquée dans les noyaux tétraploïdes, faisant penser plutôt à un noyau "réticulé". Le nombre des nucléoles aussi varie avec la ploïdie : chez les diploïdes, le nombre de nucléoles est faible (1 nucléole, parfois 2, dans les cellules de la zone corticale) ; par contre, chez les tétraploïdes, le nombre de nucléoles varie entre 2 et 5, quelquefois 6, dans les cellules de la zone corticale. Les chromocentres sont peu individualisés dans le noyau interphasique.

B - POPULATIONS DIPLOIDES

Les représentants diploïdes du C. jacea L. appartiennent au ssp. angustifolia Gremli. Dans cette sous-espèce, les populations diploïdes présentent une morphologie variable (C. GARDOU, 1962) : nous avons donc essayé de comparer les garnitures chromosomiques de différentes populations diploïdes afin de savoir s'il existait une relation entre variation morphologique et chromosomique.

Pour cela, nous avons réalisé des caryogrammes des diverses populations diploïdes : nous avons utilisé la méthode de S. ESSAD (1962-1966) pour le classement des chromosomes. Dans tous les cas, nous avons comparé les plaques métaphasiques (3 à 4) d'extrémités radiculaires de plusieurs individus (6 à 10) d'une même populations. Les chromosomes ont été dessinés à la chambre claire (grossissement x 2800) et mesurés à l'aide d'une règle graduée en millimètres. Les détails des chromosomes ont été observés en contraste de phase au grossissement x 2250 ou x 2800.

Pour chaque chromosome, on établit le rapport : bras court C sur bras long L, et le rapport : longueur totale du chromosome T sur longueur moyenne M de l'ensemble des chromosomes de la plaque. On obtient ainsi un classement par paires, indépendant de la variation qui existe entre les différentes plaques analysées. Nous avons, d'autre part, considéré comme chromosomes hétérobrachiaux les chromosomes ayant un rapport C/L plus petit que 0,75 et comme isobrachiaux les chromosomes dont le rapport C/L était supérieur ou égal à 0,75.

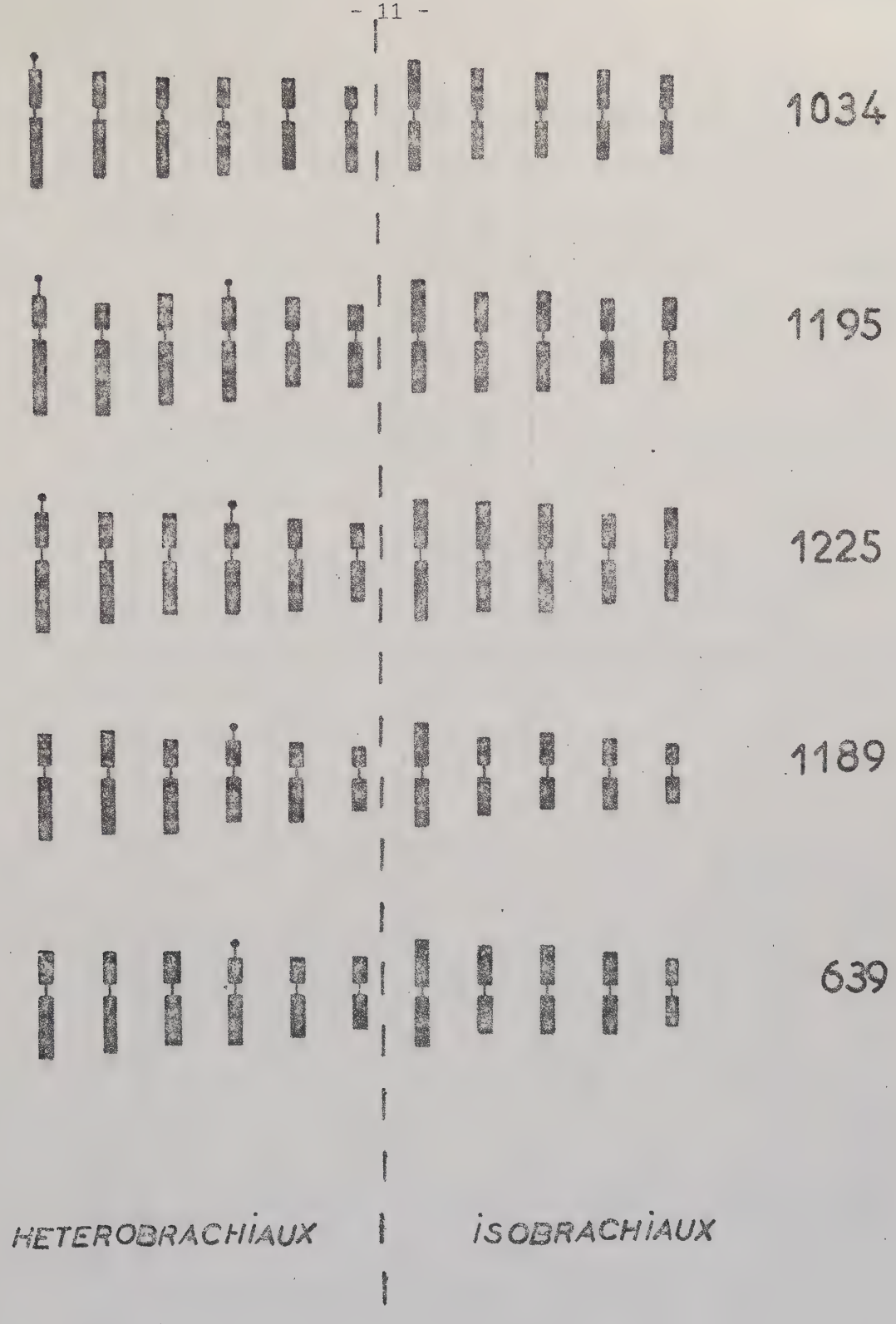


Fig. 2 - Caryogrammes de divers types diploïdes chez C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli :

1034, var. bracteata Scop. (Peira-Cava, A.-M.)

1195, " " " (Col de Brauss, A.-M.)

1225, intermédiaire entre var. bracteata Scop. et var. diploidea Guin. (Monesi, Alpes ligures, Italie)

1189, var. diploidea Guin. (Bouyon, A.-M.)

639, var. weldeniana Rchb. (Ile de Krk, Yougoslavie).

TABLEAU I

Populations n°	localité		Chromosomes hétérobrachiaux 1	2	3	4	5	6	Chromosomes isobrachiaux 7	8	9	10	11
1189	BOUYON	T/M	1,35	1,30	1,17	1,00	0,94	0,72	1,30	0,94	0,90	0,76	0,63
		C/L	0,50	0,61	0,44	0,57	0,50	0,60	0,93	0,75	1,00	0,70	0,75
1195	BRAUSS	T/M	1,23	1,16	1,12	1,05	0,87	0,79	1,16	1,01	1,01	0,83	0,79
		C/L	0,42	0,33	0,55	0,52	0,71	0,57	1,00	0,75	0,75	0,76	0,83
1034	P.CAVA	T/M	1,28	1,08	1,05	1,00	0,92	0,85	1,19	1,00	0,92	0,92	0,77
		C/L	0,50	0,55	0,50	0,53	0,60	0,37	0,93	0,85	0,84	1,00	1,00
1225	MONESI	T/M	1,21	1,09	1,00	0,86	0,88	0,74	1,24	1,09	1,08	0,92	0,88
		C/L	0,49	0,55	0,65	0,43	0,56	0,67	0,84	0,93	0,85	0,78	1,00
639	Ile KRK	T/M	1,20	1,16	1,10	1,00	0,91	0,76	1,21	1,04	0,98	0,91	0,70
		C/L	0,41	0,51	0,60	0,50	0,57	0,76	0,86	1,00	0,95	0,86	0,88

Remarque : Les chromosomes satellifères sont encadrés.

Les caryogrammes que l'on obtient par cette méthode sont représentés fig. 2 et les données numériques relatives à quelques-uns d'entre eux sont consignées dans le tableau I page 12.

Ces quelques données numériques ainsi que les représentations schématiques montrent que les divers caryogrammes des diploïdes sont très voisins (fig. 2).

Parmi les 11 paires de chromosomes, 5 sont formées par des chromosomes sensiblement isobrachiaux, et 6 par des chromosomes hétérobrachiaux.

Dans les chromosomes isobrachiaux, il y a une paire de grands chromosomes, 2 paires de moyens et 2 paires de plus petits : ce sont ces derniers qui sont les plus petits chromosomes de la plaque. Chez les chromosomes hétérobrachiaux, il existe deux grands chromosomes et quatre plus petits, de taille décroissante.

Selon les localités, il peut y avoir de 1 à 2 paires de chromosomes satellifères ; les satellites sont en général portés par des chromosomes hétérobrachiaux : le plus grand (n° 1) et le chromosome n° 4. En outre, les plus grands chromosomes hétérobrachiaux possèdent des constrictions secondaires, dont il nous a été difficile de préciser la place.

TABLEAU I : Tableau des rapports caractérisant les chromosomes de quelques populations diploïdes du C.jacea L. ssp. angustifolia Gremli.

T/M = rapport de la longueur totale du chromosome T sur la longueur moyenne M de l'ensemble des chromosomes de la plaque.

C/L = rapport des longueurs bras court sur bras long.

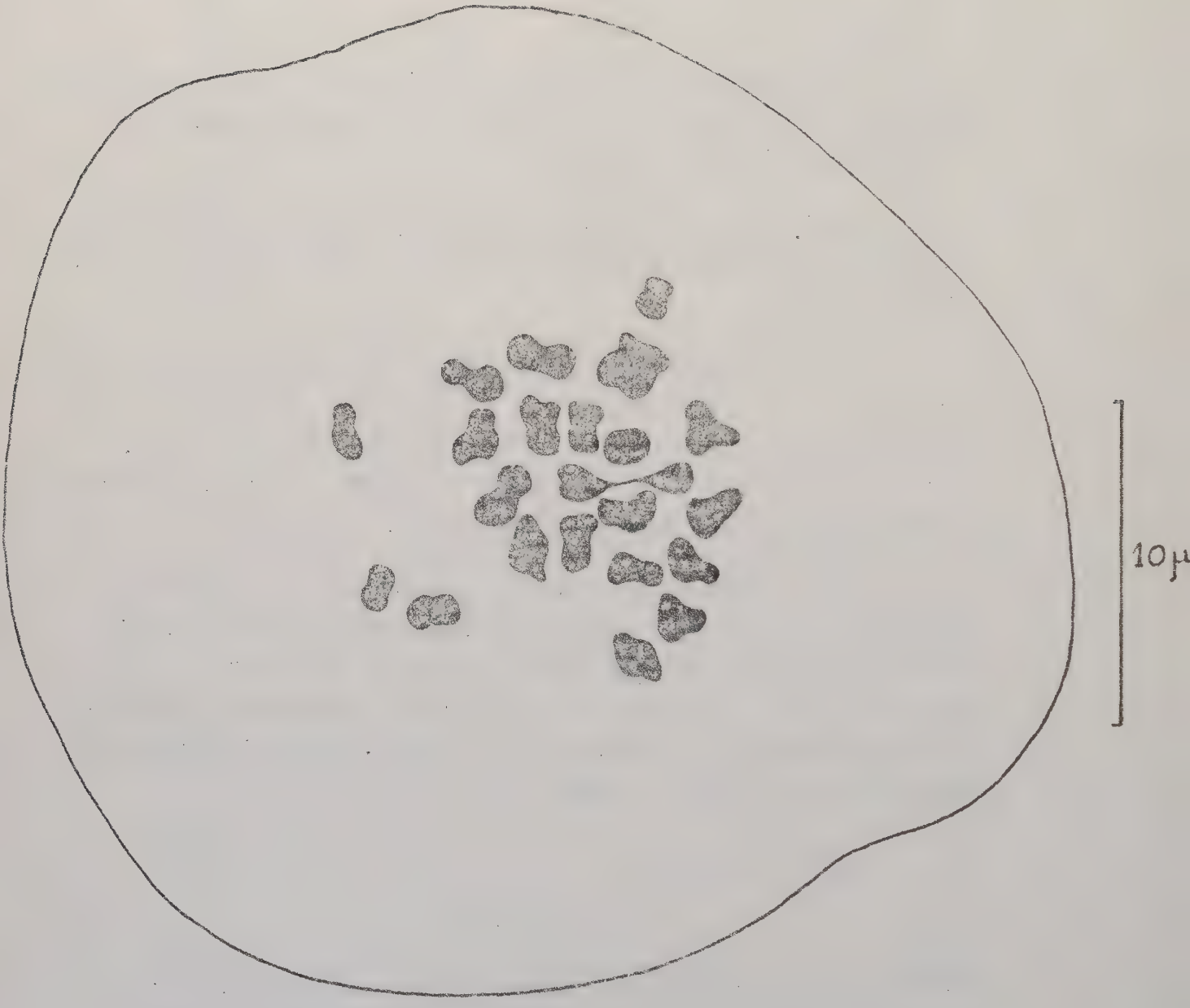


Fig. 3 - Métaphase I de la meiose pollinique chez un individu de la population tétraploïde n° 1025 (C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.), montrant la formation de 22 bivalents.

C - POPULATIONS TETRAPLOÏDES

Les chromosomes des tétraploïdes sont morphologiquement semblables à ceux des diploïdes, cependant leur taille est plus réduite (Tm = 1,98 au lieu de 2,43), ce qui correspond d'ailleurs au cas le plus répandu.

Les chromosomes morphologiquement identiques ne paraissent pas en nombre supérieur à deux (fig. 1). On pourrait interpréter cette particularité comme la preuve d'une origine allopolyploïde des taxons tétraploïdes, suivie d'une évolution secondaire par "diploïdisation" (G.L. STEBBINS, 1957).

L'examen de méioses dans les anthères montre la formation uniquement de bivalents et non de tétravalents (fig. 3) ce qui tendrait à confirmer cette hypothèse. L'origine de la tétraploïdie chez Centaurea jacea L. sera étudiée ultérieurement avec l'étude biosystématique.

Chromosomes B

Les chromosomes B ont été largement décrits chez les Centaurées : ils sont fréquents chez Centaurea scabiosa L., où ils ont été étudiés par S. FROST (1948 et 1958). Aucun travail de ce genre n'a été effectué chez Centaurea Jacea L.

Nous n'avons trouvé de chromosomes accessoires que chez un seul des individus de la population tétraploïde de Jonchery, Haute-Marne (population n° 615). Celui-ci présentait deux chromosomes surnuméraires caractérisés par leur petite taille et par une constriction submédiane (fig. 4). Du point de vue morphologique, un simple examen ne permet pas de distinguer cet individu du reste de la population.

En méiose, les chromosomes B ne se divisent qu'au cours de la deuxième division, ce qui fait que la moitié seulement des grains de pollen devrait posséder des chromosomes B. Comme nous ne trouvons pas de chromosomes B dans la descendance et dans le reste de la population, il faudrait penser qu'une régulation quelconque tend à éliminer les chromosomes surnuméraires. De toute façon, cette unique observation, si elle est intéressante parce qu'elle

prouve qu'il peut exister des chromosomes surnuméraires chez C. Jacea L., n'est en elle-même pas suffisante pour en tirer une conclusion.

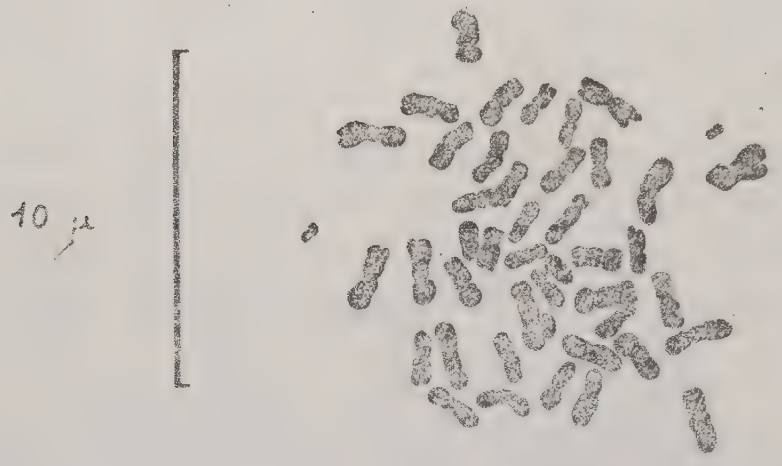


Fig. 4 - Métaphase somatique (écrasement de racine, coloré à l'orcéine) montrant la présence de chromosomes B chez un individu de la population de Jonchery, Haute-Marne (pop. 615), C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. Les chromosomes B sont plus petits que les autres et nettement visibles sur le dessin.

CHAPITRE III

LA VARIATION MORPHOLOGIQUE

"Le concept d'espèce repose sur la notion de solution de continuité morphologique pour les taxonomistes classiques, sur celle d'isolement sexuel pour les biosystématiciens et généticiens." M. GUINOCHET, 1955, p. 123.

La comparaison entre individus permet de mettre en évidence un certain nombre de caractères morphologiques. L'étude de leur variation dans les populations permet de caractériser chacune d'elles, le terme ultime de ces comparaisons successives étant de découvrir des solutions de continuité entre groupes de populations. Il est bien évident que les taxons délimités de cette manière n'auront souvent pas de commune mesure avec l'espèce-individu décrite par les taxonomistes classiques.

Nous avons scindé les caractères en deux groupes : caractères floraux et caractères végétatifs. La plupart d'entre eux ont été utilisés par les divers taxonomistes qui ont étudié les Centaurées. Notre but n'est pas de reprendre une telle description mais, à travers elle, d'étudier la variation de chaque caractère, pris séparément, dans les individus d'une population. Ensuite, en comparant plusieurs populations, nous tenterons de déterminer la valeur réelle des différents caractères utilisés.

A - CARACTERES FLORAUX

I - Floraison et caractères inflorescentiels

L'inflorescence chez C. Jacea L. est définie par un axe principal terminé par un capitule qui fleurit toujours le premier. Cet axe porte des rameaux axillaires, chacun étant lui-même terminé par un capitule (Fig. 5) : au niveau de ces rameaux axillaires, la floraison a lieu toujours de haut en bas.

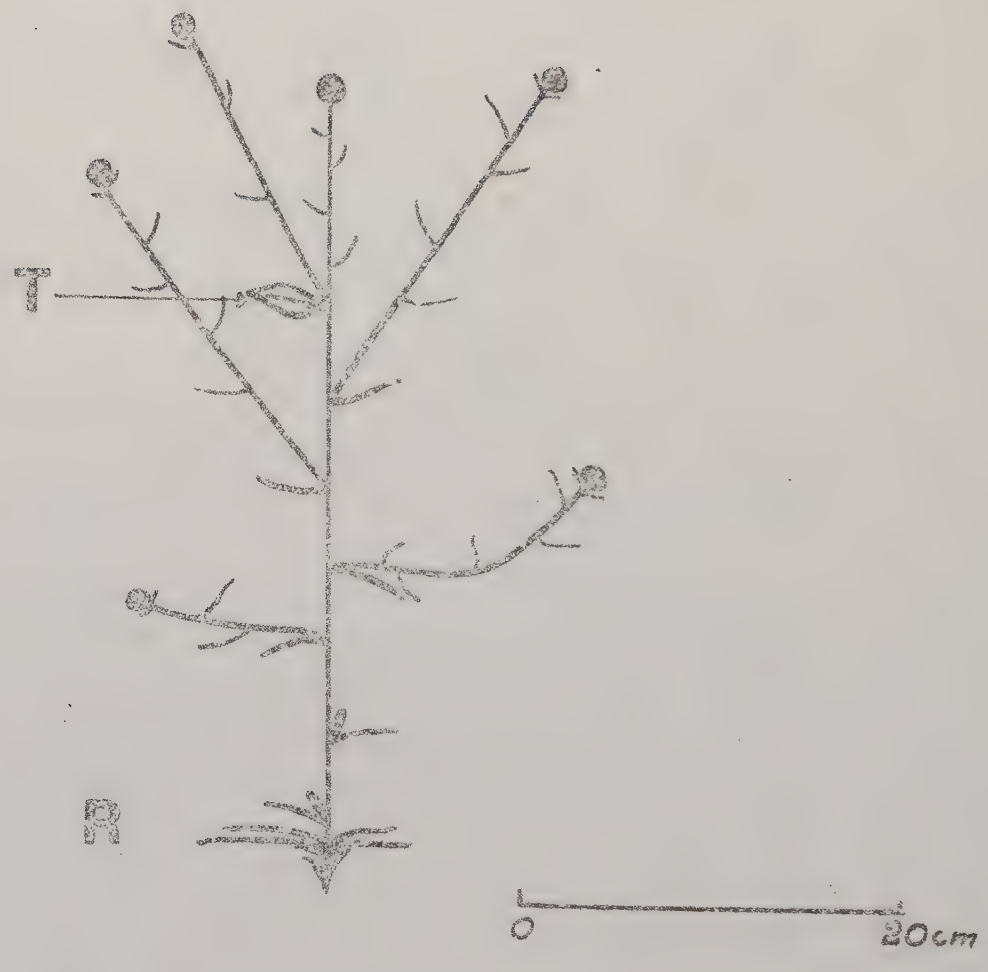


Fig. 5 - Schéma de l'axe floral chez le Centaurea jacea L.
R, rosette ; T, feuille caulinaire de référence.

La première année, les jeunes plants forment une rosette dont le bourgeon terminal donne, au cours de l'été, l'axe floral (Fig. 6) : c'est donc un système monopodial. A la fin de l'été, l'axe inflorescentiel se dessèche et les floraisons ultérieures sont assurées par le fonctionnement d'un ou de plusieurs bourgeons latéraux situés au niveau de la rosette. Ces bourgeons produisent un ou plusieurs axes morphologiquement semblables à l'axe de la première floraison : c'est alors un système sympodial.

Des différences, vraisemblablement d'ordre physiologique, se répercutent sur ce mode de floraison :

a) Lorsque la formation de l'axe floral est concomitante de celle des rejets axillaires, il n'y a qu'une seule floraison au cours de l'été (ex. ssp. angustifolia Gremli).
b) Lorsque la formation de l'axe floral est antérieure à celle des rejets axillaires, il y a deux ou plusieurs floraisons successives au cours de l'été (C. jacea L. ssp. jacea Gremli).

Il est possible, dans certains cas, de déceler la nature des bourgeons basilaires qui donneront naissance aux diverses floraisons : nous examinerons ci-dessous deux de ces possibilités.

a) Certains cas tératologiques permettent l'observation d'une ramification intense précoce, due à un ralentissement du développement du bourgeon terminal de la rosette. Les bourgeons axillaires formés ne se trouvent jamais au-dessous des cotylédons chez C. jacea L. (Fig. 7) ; les ramifications les plus basses que nous ayons pu observer étant des ramifications cotylédonaires.

Chaque pousse axillaire ainsi formée (axillée par les cotylédons ou par l'une des feuilles de la rosette) s'individualise très rapidement en formant des racines adventives et en donnant elle-même, à l'aisselle de ses premières feuilles, naissance à de nouvelles ramifications axillaires (Fig. 8).

De ce fait, la racine pivotante originelle et l'hypocotyle sont rapidement supplantés par un chevelu de racines adventives partant de chacune des petites pousses axillaires de la rosette principale (Fig. 9). Les rosettes filles pouvant elles-mêmes donner naissance à de nouvelles rosettes axillaires, on obtient une touffe semblable à celle que décrit W. TROLL (1954) au sujet d'Aster amellus. Cette ramification est exclusivement épicotylaire chez C. jacea L. Des sections d'axe au niveau des cotylédons n'ont jamais donné naissance expérimentalement à une ramification de l'axe hypocotylé. De même, des fragments de racines n'ont jamais

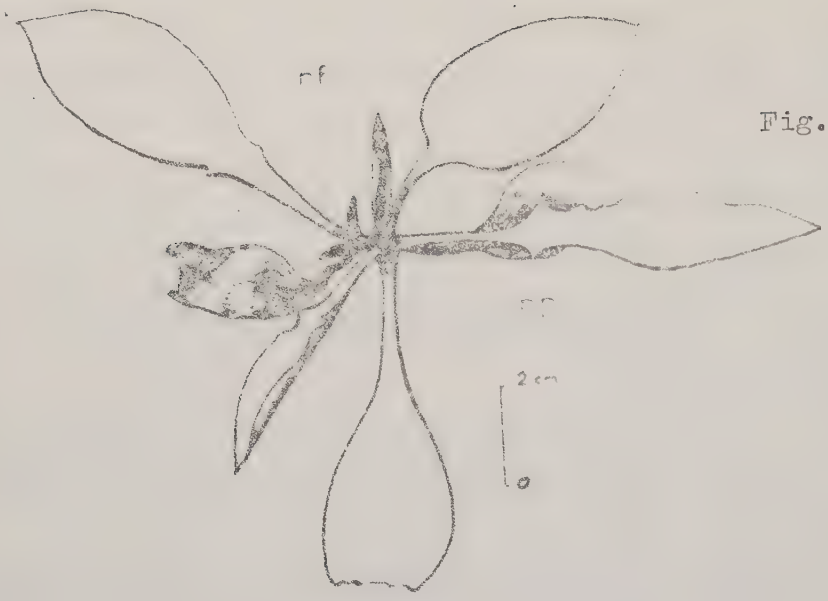


Fig. 6 - Ramification chez une rosette du C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli, âgée de deux mois :
rp., rosette principale
rf., rosette fille

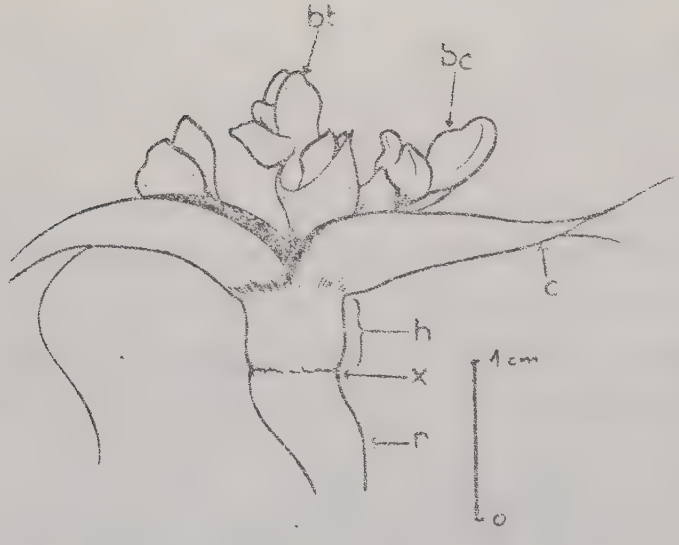


Fig. 7 - Ramification d'une germination âgée de 15 jours chez le C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli :
bt., bourgeon terminal
bc., bourgeon cotylédonaire
c., cotylédon
h., hypocotyle
x., collet
r., racine principale

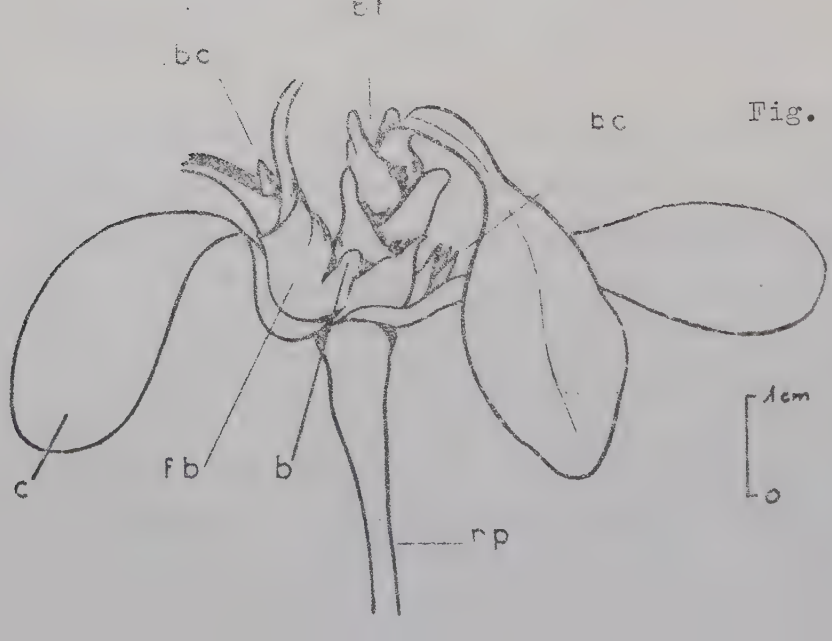


Fig. 8 - Ramification d'une germination âgée de 25 jours chez le C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli :
bt., bourgeon terminal
bc., bourgeon cotylédonaire
rp., racine principale
fb., feuille basilaire enveloppante et axillant déjà un petit bourgeon b
c., cotylédon

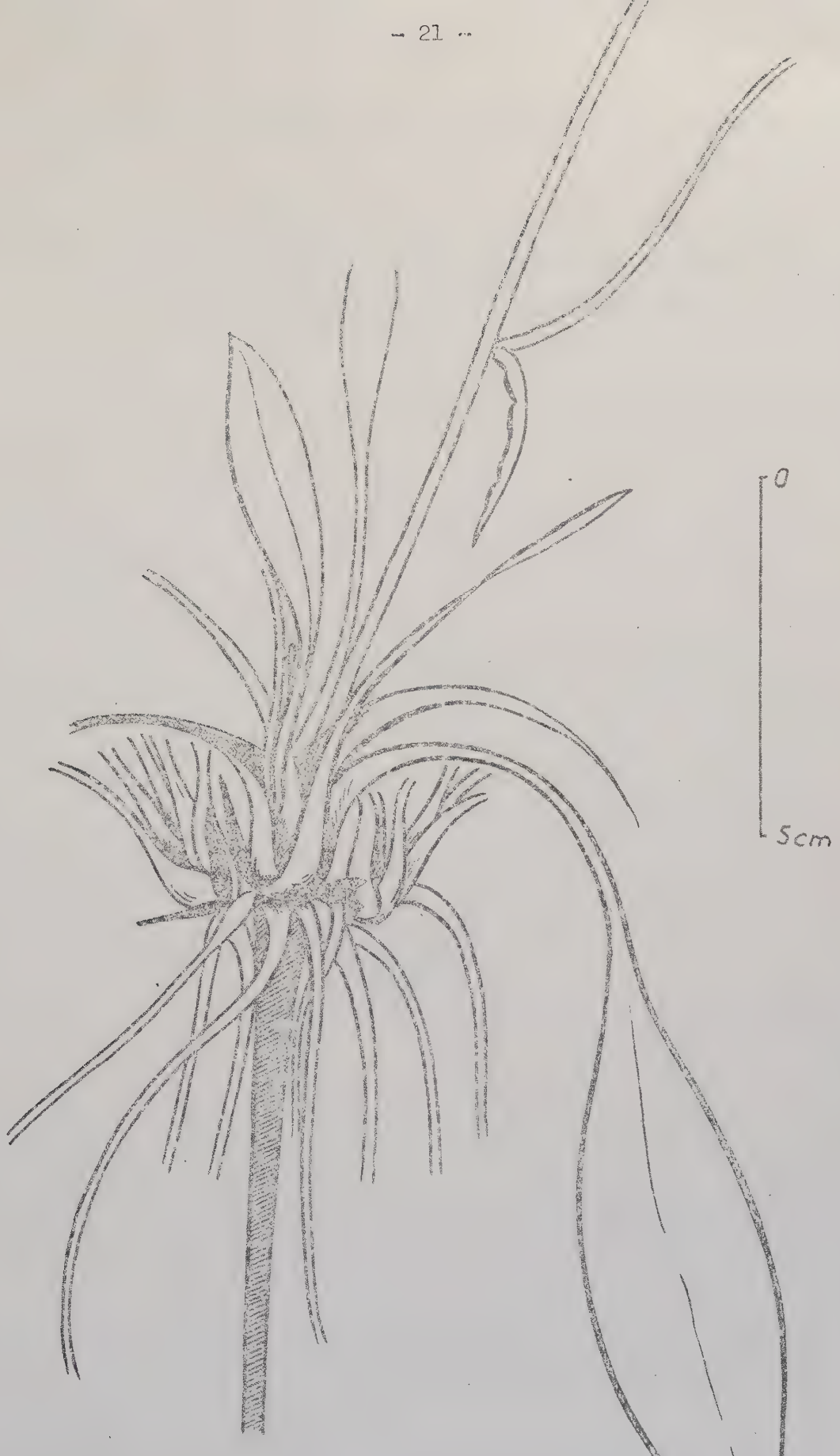


Fig. 9.- Formation de la touffe chez le C. Jacea L. La racine principale (en hachures) est rapidement supplantée par de nombreuses racines adventives.

pu donner naissance à de nouvelles rosettes contrairement à ce qu'affirme S.A. KOTT (1962).

Il n'en est pas ainsi chez toutes les Centaurées : chez C. Scabiosa L., par exemple, les nouvelles ramifications basilaires peuvent être produites par des bourgeons de racines (Fig. 10).

Fig. IO - Bourgeons de racines chez C. scabiosa L.

b) Lorsque l'axe monopodial et les rejets axillaires sont formés simultanément, par exemple dans le ssp. angustifolia Gremli, il est facile d'observer que les différents rameaux basilaires sont placés selon un ordre phyllotaxique précis (Fig. 11), le même que celui des feuilles de la rosette et des feuilles de l'axe principal.

Il existe cependant une différence entre les rejets de la base et des rameaux axillaires normaux.

La floraison commence par le capitule terminal sur l'axe principal et gagne de proche en proche les capitules situés sur les axes secondaires de plus en plus bas, c'est donc une floraison basipète. Au contraire, pour les rejets basilaires, la floraison commence par les rejets situés le plus bas sur la tige : elle est donc acropète (Fig. 11) ; chaque rejet, reproduisant fidèlement la morphologie de l'axe principal, fleurit de façon basipète.

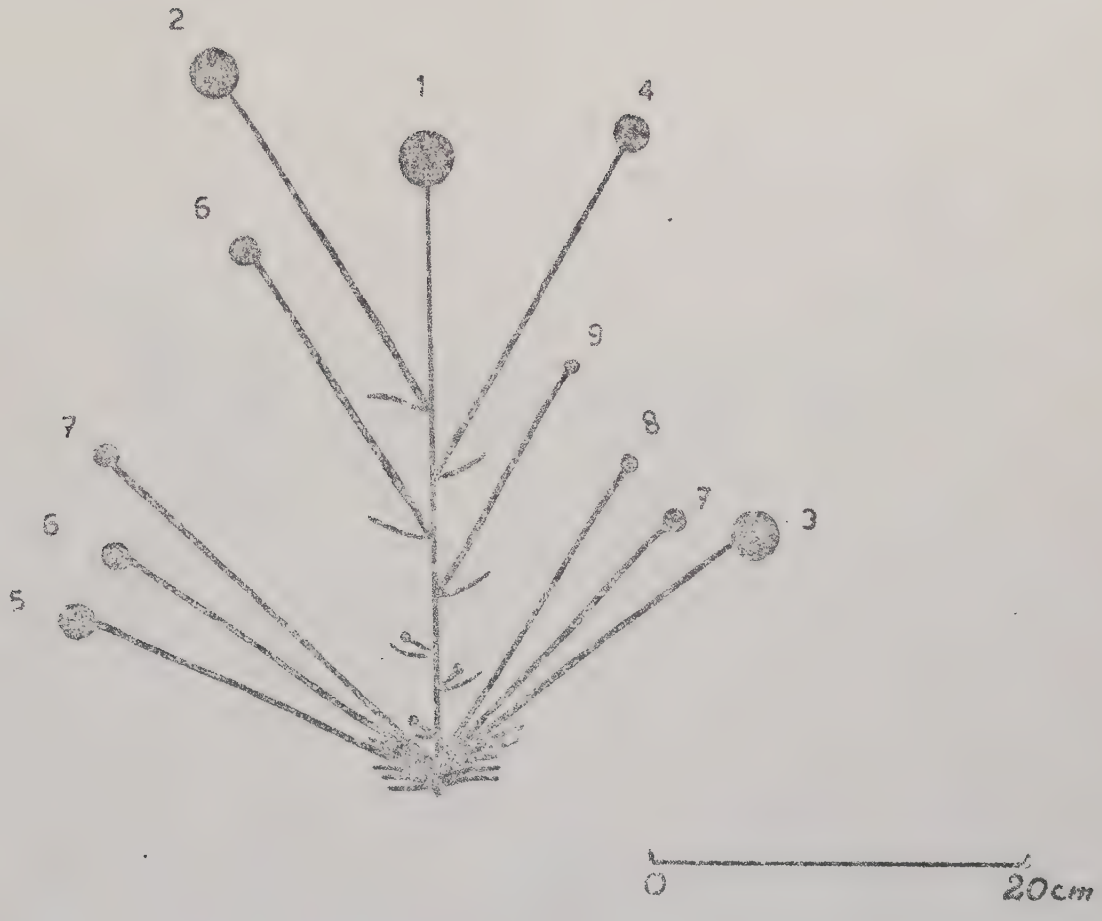


Fig. 11 - Mode de floraison chez le Centaurea jacea L.
Sur ce schéma, les cercles les plus gros indiquent les capitules qui fleurissent en premier, les plus petits ceux qui fleurissent en dernier. Les chiffres indiquent l'ordre de floraison ; des chiffres identiques désignent une floraison concomitante.

A

B

Fig. I2 - Forme des capitules.

A., capitule à base élargie chez C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.

B., capitule à base atténuée chez un hybride expérimental jacea X pectinata.

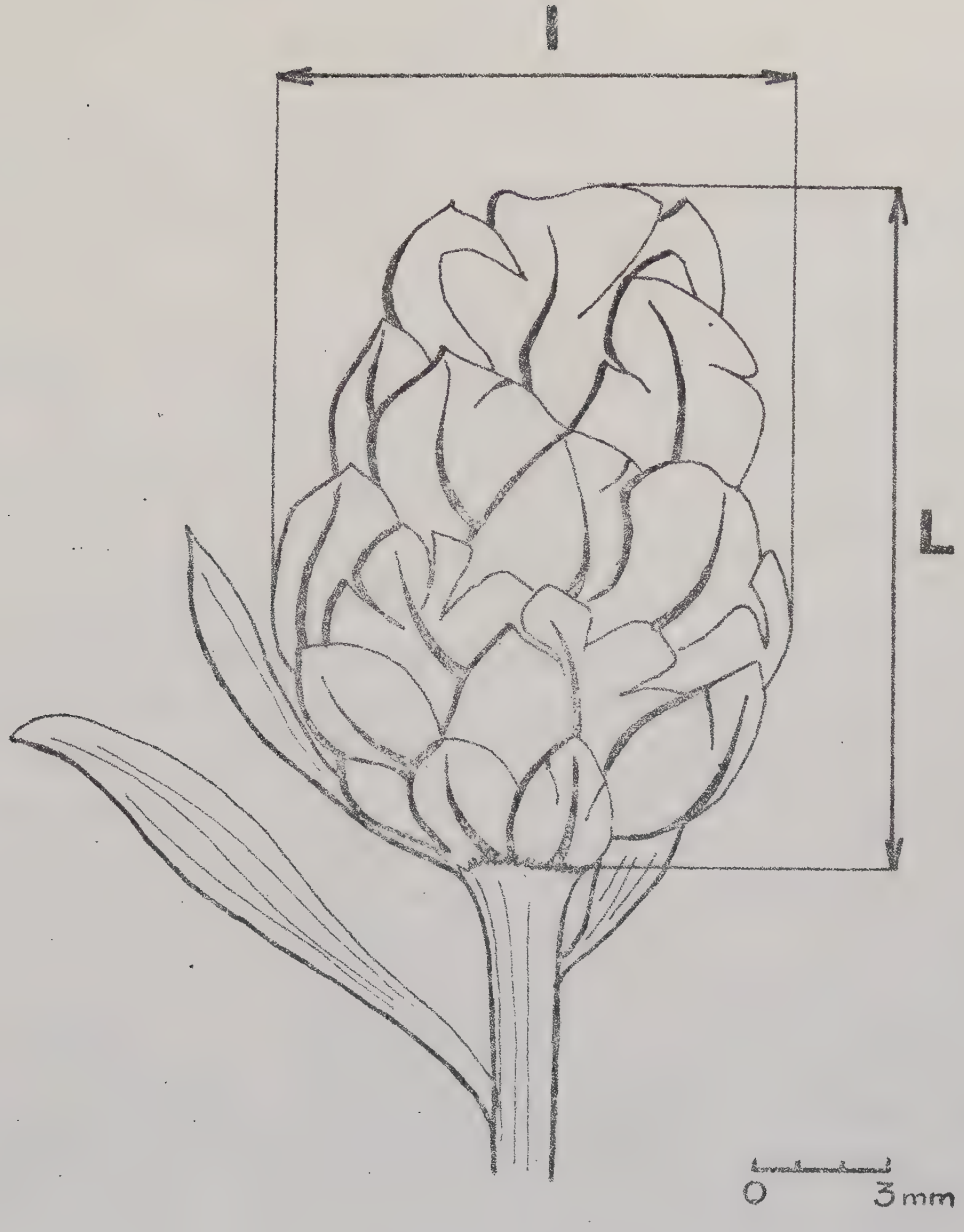


Fig. 13 - Forme du capitule chez le C. Jacea L. : mesure du rapport C = l/L

II - Taille et forme des capitules

La forme et les dimensions du péricline fournissent des caractères importants pour la distinction des espèces et des variétés chez les Centaurées. Les variations portent sur deux points :

a) La forme de la base du capitule peut être élargie (Fig. 12, A) ou, au contraire, atténuée (Fig. 12, B). Les capitules à base atténuée sont en général plus étroits que les premiers : des mesures de la largeur du capitule permettent donc de rendre compte de ce caractère.

b) Les dimensions des capitules sont largement utilisées dans la diagnose des taxons. Ainsi, J. BRIQUET (1931) distingue les var. angustifolia Gremli et bracteata Scop. par la grosseur des capitules. Or, il y a tant de nuances dans ce caractère qu'il nous a semblé nécessaire de le mesurer de façon très précise avant de pouvoir l'utiliser dans l'étude biosystématique. Pour cela, nous avons calculé le rapport largeur "l" sur longueur "L" du capitule : C = l/L (Fig. 13). Nous avons calculé ce rapport au début de l'anthèse pour trois individus : l'un appartenant à la population n° 1196 (Innenheim, Bas-Rhin), le second à la population n° 1240 (Sainte Baume, Var), le troisième à la population n° 1141 (Pic Baudon, Alpes-Maritimes). Les distributions des mesures sont dissymétriques mais elles sont très comparables bien que les trois individus n'appartiennent pas au même taxon, ni au même cytotype. D'autre part, l'étalement des mesures est faible, et il est le même pour le diploïde et les tétraploïdes.

Enfin, nous avons calculé ce rapport sur plusieurs individus de la même population. Pour la population n° 1240 par exemple (Fig. 14, B et D), on remarque qu'il n'y a pas de différence significative entre les mesures effectuées sur 30 capitules provenant d'un seul individu ($m = 0,65 \pm 0,03$) ou de 10 individus ($m = 0,64 \pm 0,03$).

La comparaison des moyennes du rapport C = l/L, établies à partir de mesures effectuées sur plusieurs individus de chaque population, permet de classer ces dernières en deux groupes (Tableau II, page 28).

a) Les populations à écailles pectinées, c'est-à-dire appartenant au C. nigra L. et au C. pratensis Thuill., dont les moyennes du rapport C = l/L s'étalent entre C = 0,63 et C = 1,00 sans qu'il y ait de coupures nettement significatives entre elles.

b) Les populations à écailles entières du C. jacea L. sensu-stricto chez lesquelles on constate qu'il existe trois groupes de populations, et cela aussi bien chez les diploïdes que chez les tétraploïdes :

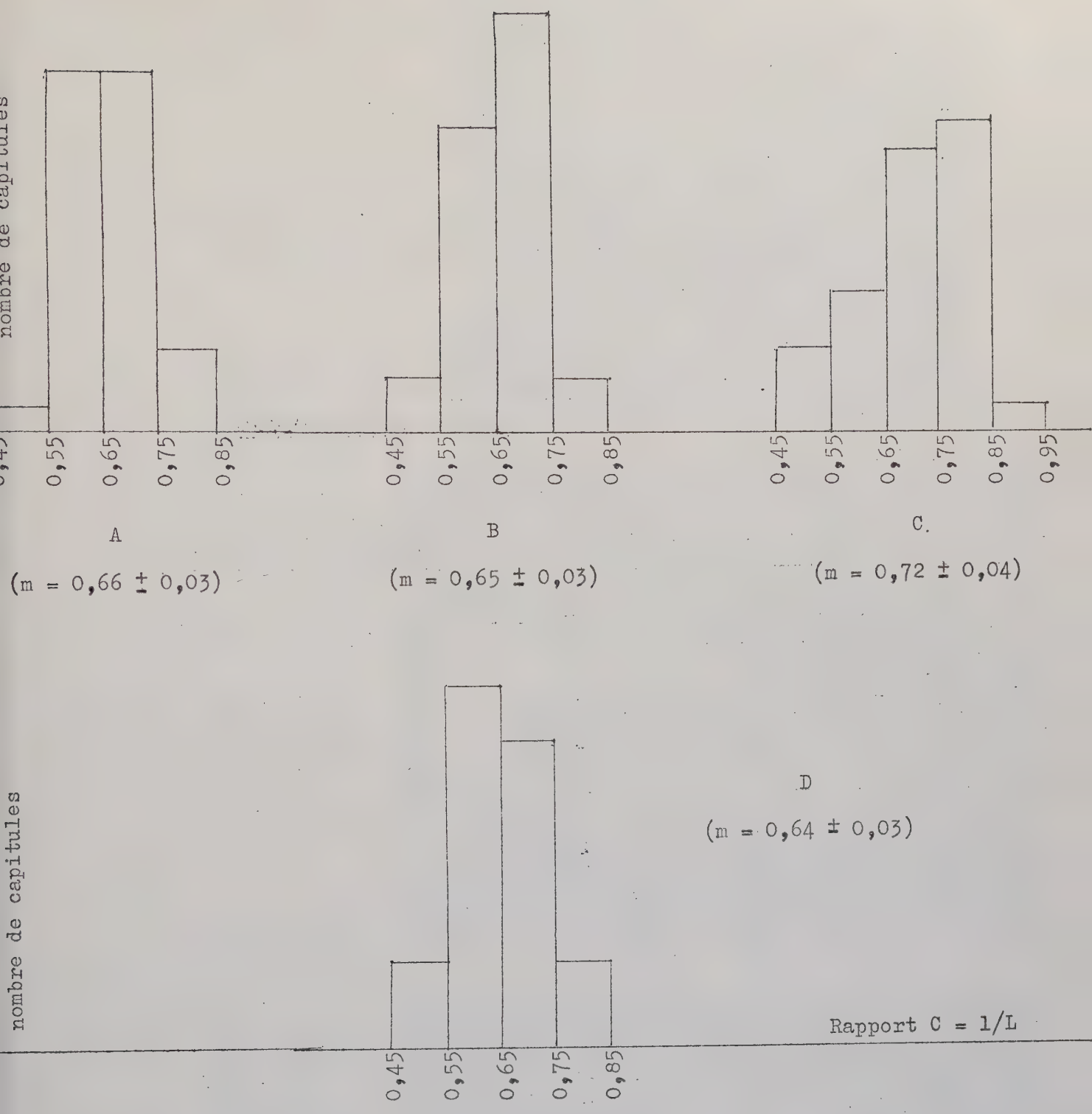


Fig. I4 - Histogrammes relatifs à quatre séries de mesures du rapport C = l/L dans différentes populations du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli. Chaque série comprend 30 mesures effectuées soit sur les capitules d'un seul individu de la population (A, B, C), soit sur ceux de IO individus de l'une des précédentes populations (D) à raison de trois capitules par individu. Pour chaque série nous donnons la moyenne du rapport et son intervalle de confiance à 5%.
A, population II4I, diploïde, var. diploïdea Guin., Alpes-Maritimes,
B et D, population I240, tétraploïde, var. bracteata Scop., Var,
C, population II96, tétraploïde, var. pannonica (Heuff.) Hayek, B.-Rhin.

1 - celles dont les capitules présentent les rapports les plus as, c'est-à-dire $C \leqslant 0,71$

2 - celles qui présentent un rapport moyen $0,8 < C < 0,9$

3 - celles qui présentent un rapport $C > 0,95$

a distinction entre ces trois sortes de populations paraît statistiquement ignificative (voir tableau II) puisqu'il n'y a pas chevauchement des oyennes entre ces trois catégories.

S'il est donc difficile d'utiliser le rapport $C = l/L$ pour distinguer des taxons chez C. nigra L. et C. pratensis Thuill., il est, par ontre, très utilisable dans la diagnose du C. Jacea L. sensu stricto. Nous errons dans l'étude de ce taxon comment l'utiliser.

	C. Jacea L. 2 x		C. Jacea L. 4 x		C. nigra L. 4x C. pratensis Thuill.4 x	
	n° de popul.	$C=l/L \pm t \frac{s}{\sqrt{n}}$	n° de popul.	$C=l/L \pm t \frac{s}{\sqrt{n}}$	n° de popul.	$C=l/L \pm t \frac{s}{\sqrt{n}}$
1	1141	0,66 ± 0,04				
	1043	0,69 ± 0,03	1204	0,59 ± 0,04	1179	0,63 ± 0,04
	1203	0,70 ± 0,04	1240	0,64 ± 0,03	616	0,69 ± 0,05
			1209	0,69 ± 0,04	1156	0,71 ± 0,04
			1196	0,70 ± 0,04		
					1068	0,72 ± 0,04
					1206	0,77 ± 0,05
2			1111	0,80 ± 0,05		
	1013	0,82 ± 0,03	1081	0,80 ± 0,04		
			1182	0,83 ± 0,05		
			1220	0,85 ± 0,05		
	1034	0,86 ± 0,04	1199	0,86 ± 0,03	1079	0,86 ± 0,05
			1109	0,86 ± 0,03	1161	0,87 ± 0,04
	1223	0,90 ± 0,03	1025	0,86 ± 0,04		
					1168	0,91 ± 0,05
					1232	0,93 ± 0,04
3	1037	1,00 ± 0,04	1222	0,98 ± 0,04	1176	0,98 ± 0,04
	1159	1,00 ± 0,03	1215	0,98 ± 0,05	1056	1,00 ± 0,04
	1194	1,00 ± 0,03	615	1,00 ± 0,04	1057	1,00 ± 0,04
	1195	1,00 ± 0,03	1187	1,00 ± 0,03	1177	1,00 ± 0,05
	1225	1,00 ± 0,03	1178	1,00 ± 0,04		
			1139	1,00 ± 0,04		
			1230	1,07 ± 0,04		

TABLEAU II

Comparaison de la forme des capitules dans diverses populations de Centaurées. Pour chaque population, nous indiquons la moyenne et son intervalle de confiance à 5%, arrondi au centième supérieur. Au moins trente mesures, réparties également sur plusieurs individus de chaque populations, ont été réalisées.

A.- C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler

B.- C. pratensis Thuill. ssp. pratensis Gremli

C.- C. jacea L. ssp. jacea Gremli var genuina Wimm. et Grab.

Fig. 15 - Forme des fleurs rayonnantes.

III - Les fleurs rayonnantes

Les Centaurées font partie des Composées Cynarocéphales, c'est-à-dire que les capitules ne comportent que des fleurs tubuleuses ; cependant, dans la sous-section eujaceae Boiss., il y a plusieurs possibilités :

- chez C. nigra L. toutes les fleurs tubuleuses sont semblables ;
- chez C. jacea L. les fleurs de la périphérie sont plus grandes que celles du centre, rayonnantes et stériles.

En fait, la distinction n'est pas aussi nette, car il y a toute une série de plantes dont les fleurs du pourtour sont plus ou moins grandes et plus ou moins rayonnantes (Fig. 15). Aussi, est-il difficile de savoir, à la limite, si l'on a affaire à C. Jacea L. ou C. nigra L. Certains auteurs, comme E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954) ont ainsi été amenés à considérer toute une série de types de capitules chez C. Jacea L. tels que "radiata normalis, radiata longiflora, radiata breviflora, eradiata normalis... etc" suivant la longueur des fleurs tubuleuses du pourtour.

Il nous a semblé qu'il était plus logique de donner seulement la longueur des fleurs du pourtour (rayonnantes ou non), rapportée à celle des fleurs du centre.

De cette façon, on peut analyser aussi bien les taxons de C. nigra L. (rapport = 1) que ceux de C. jacea L., ainsi que leurs intermédiaires. C'est alors un caractère continu dont l'utilisation est beaucoup plus souple, et qui permet de rendre compte d'un nombre de cas plus élevé que le système des classes utilisé par E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954).

Les fleurs de C. jacea L. sont généralement d'un rose vif : les variations de teinte sont difficiles à établir d'une population à l'autre. Par contre, la différence qui existe dans un même capitule entre les fleurs du pourtour et les fleurs du centre sont faciles à évaluer et significatives : c'est ainsi que les fleurs du centre sont moins colorées que les fleurs du pourtour dans certains taxons, alors que la couleur est uniforme dans d'autres.

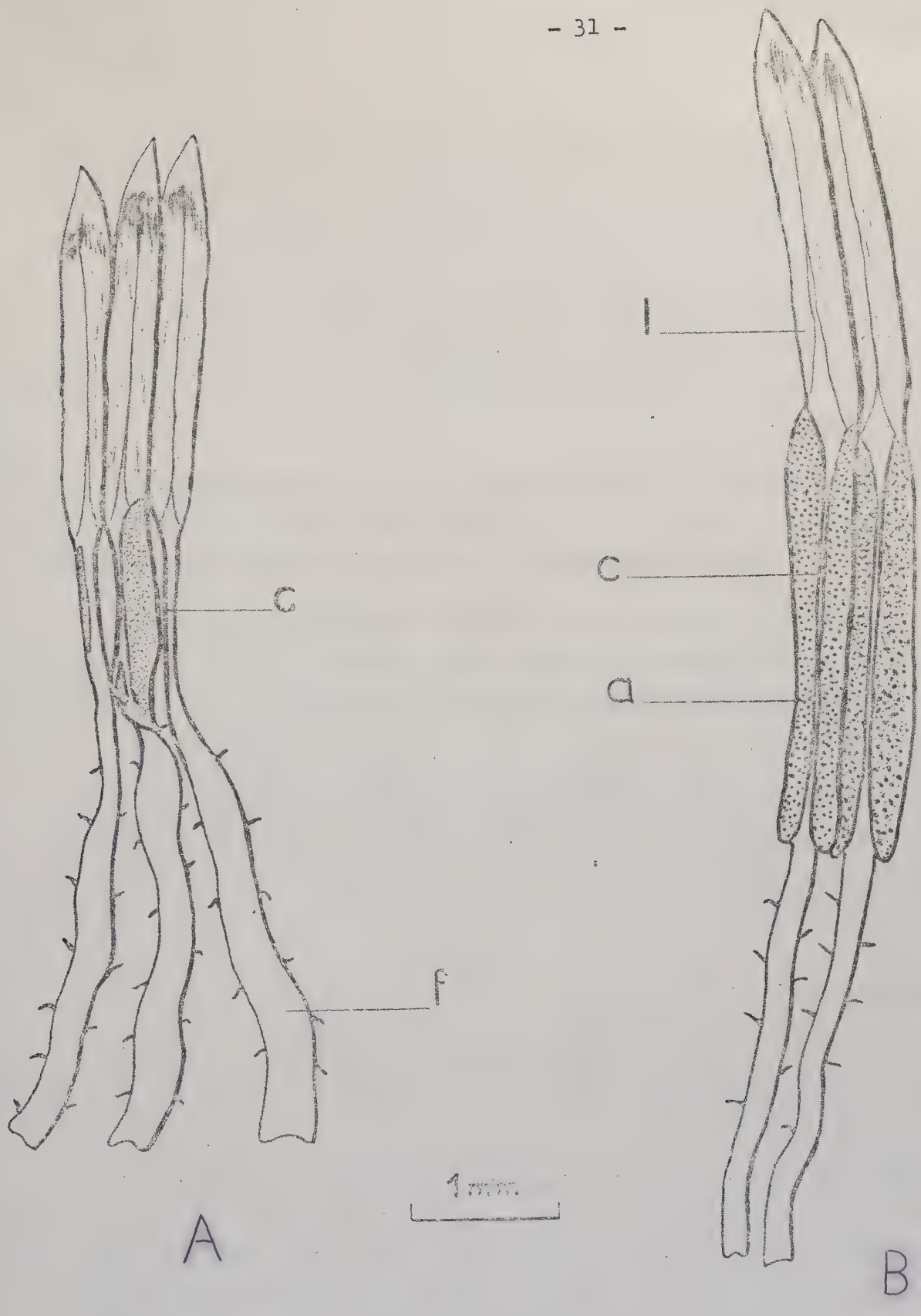


Fig. 16 - Forme des étamines chez les Centaurées :
A, étamines avortées - B, étamines normales.
a., anthère
c., connectif
f., filet hérissé de poils glanduleux
l., languette scarieuse (=prolongement du connectif)

IV - Les étamines

Les anthères sont linéaires et allongées ; le connectif est étroit et s'élargit au sommet en formant une languette lancéolée et scarieuse au-dessus des loges anthériennes (Fig. 16). Chez les hybrides stériles et dans certaines populations naturelles, les anthères sont plus ou moins avortées et les étamines sont alors réduites au connectif (Fig. 16, A). A ce sujet, S. FROST (1963) parle chez C. Scabiosa L. de la stérilité comme d'un caractère à hérédité cytoplasmique. Ce fait n'a pas été vérifié chez C. Jacea L.

La stérilité mâle de certains individus des populations naturelles entraîne une modification de la répartition des sexes : il y aura des populations d'individus monoïques et d'autres d'individus gynodioïques.

Nous n'avons jamais observé d'absence complète d'étamines même dans les plantes présentant une stérilité mâle totale. Seules les fleurs rayonnantes, dans les taxons qui en présentent, ne possèdent même pas de restes d'étamines.

Le connectif et les languettes sont en général de la même couleur (violets, roses ou blancs). Les anthères peuvent être, soit de la même couleur que le connectif, les étamines sont alors d'une teinte uniforme, soit blanches, alors que le connectif est coloré.

V - Appendices des écailles

La forme des appendices des écailles de l'involucre est un caractère classique, utilisé pratiquement dans toutes les flores comme base de classification des Centaurées.

Malheureusement, l'utilisation d'un tel caractère n'est pas aisée. En effet, sur un même capitule, il existe des variations dans la forme des appendices : ceux des écailles de la base peuvent être nettement pectinés, ceux du sommet du même capitule entiers et ceux des écailles moyennes présenter une pectination variable. Si, sur un même capitule, il est ainsi possible de trouver des appendices pectinés et entiers, a fortiori nous a-t-il été possible de rencontrer tous les intermédiaires dans une même population. Il nous a donc semblé nécessaire de consigner la variation de taille et de forme des appendices d'un même involucre sur un diagramme représentant en ordonnées la largeur de l'appendice rapportée à la longueur totale de l'écaille (R_I) et en abscisses le rapport longueur de

• Appendices non pectinés

~~page 24 bis~~

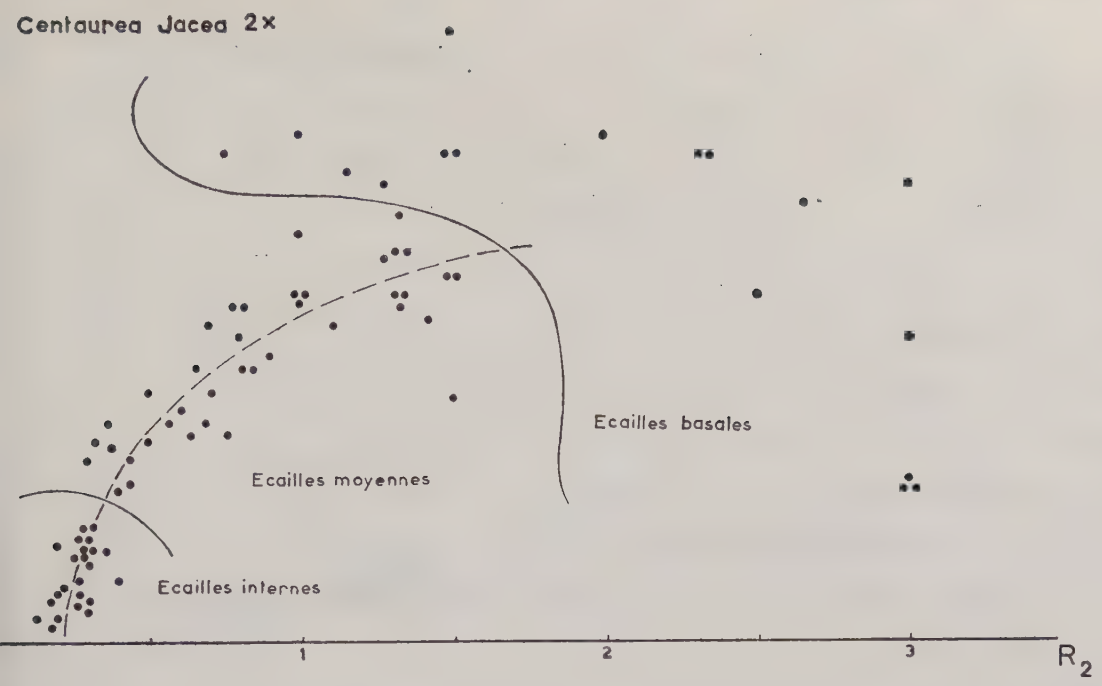


fig. 17

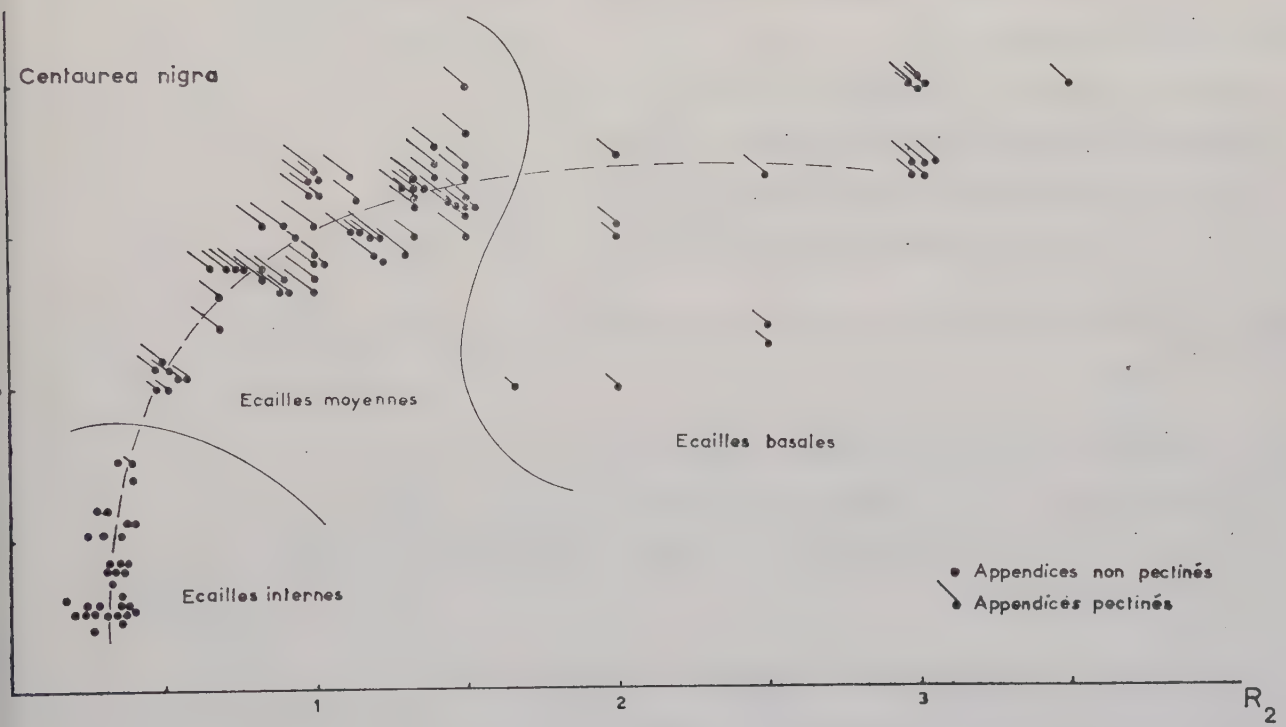


fig. 18

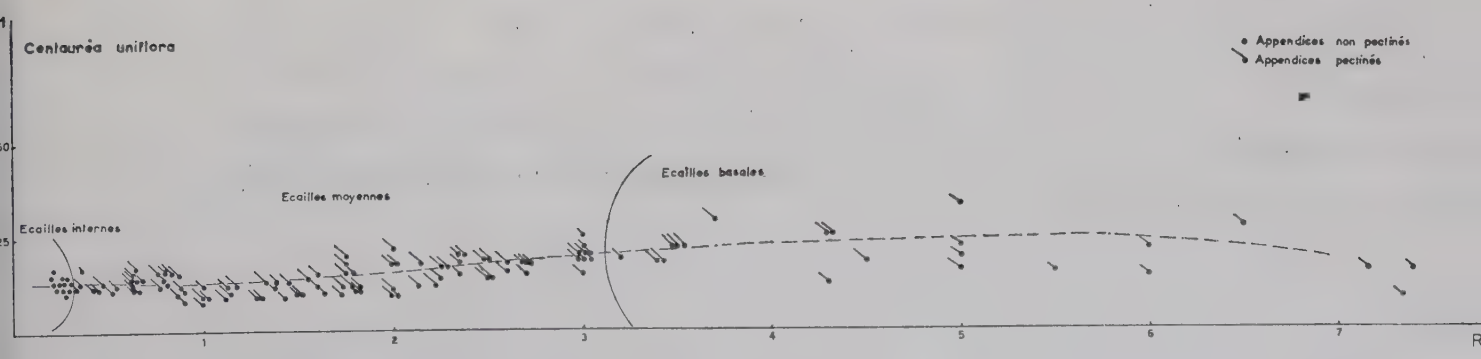


fig. 19

Fig. 17. 18. 19. - Diagrammes montrant la variabilité des écailles sur un capitule terminal de C. Jacea l. (fig. 17), C. nigra L. (fig. 18), C. uniflora Turra (fig. 19).

R_1 = largeur de l'appendice rapportée à la longueur totale de l'écaille.

R_2 = rapport longueur de l'appendice / celle de la base de l'écaille

La variabilité des appendices est donnée par un segment de droite de longueur proportionnelle à celle des cils.

l'appendice sur celle de la base de l'écaille (R_2). Ces mesures ont été faites sur trois capitules appartenant chacun à un taxon de la section Jacea Cass., différant entre eux par le degré de pectination des appendices des écailles : C. Jacea L. (Fig. 17), C. nigra L. (Fig. 18) et C.uniflora Turra (Fig. 19). Elles montrent que sur un involucre la variation de la forme et de la taille des écailles est continue, mais qu'il est cependant possible d'isoler, dans chacun de ces cas, trois sortes d'écailles : les écailles de la base qui montrent une variabilité extrême d'un individu à l'autre et sont donc peu utilisables en systématique, les écailles moyennes bien caractérisées et où la différence entre espèces est la plus marquée et les écailles supérieures ou internes dont l'appendice est en général extrêmement réduit et rarement pectiné même chez le C. uniflora Turra.

Pour chacune des trois catégories d'écailles, nous avons retenu quatre types morphologiques :

- écailles entières (Fig. 20, A)
- écailles frangées laciniées (Fig. 20, B)
- écailles frangées pectinées (Fig. 20, C)
- écailles pectinées (Fig. 20, D)

ce qui permet de rendre compte à peu près complètement du degré de la laciniure des écailles.

Pour complèter ce tableau, nous représenterons pour les cas litigieux ou intéressants, non pas toutes les écailles d'un capitule, mais les écailles d'une même hélice foliaire prise sur le capitule terminal de la plante envisagée (Fig. 21).

La largeur de l'appendice est importante à considérer : lorsque l'appendice est large, les bases vertes des bractées sont cachées par les appendices (appendices recouvrants) : ex. C. Jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. ; au contraire, lorsque les appendices sont étroits, ils ne couvrent plus entièrement les bases des bractées (appendices non recouvrants) : ex. C. nigra L. ssp. nigrescens Willd. var. rotundifolia (Bartl) Briq. (Fig. 22).

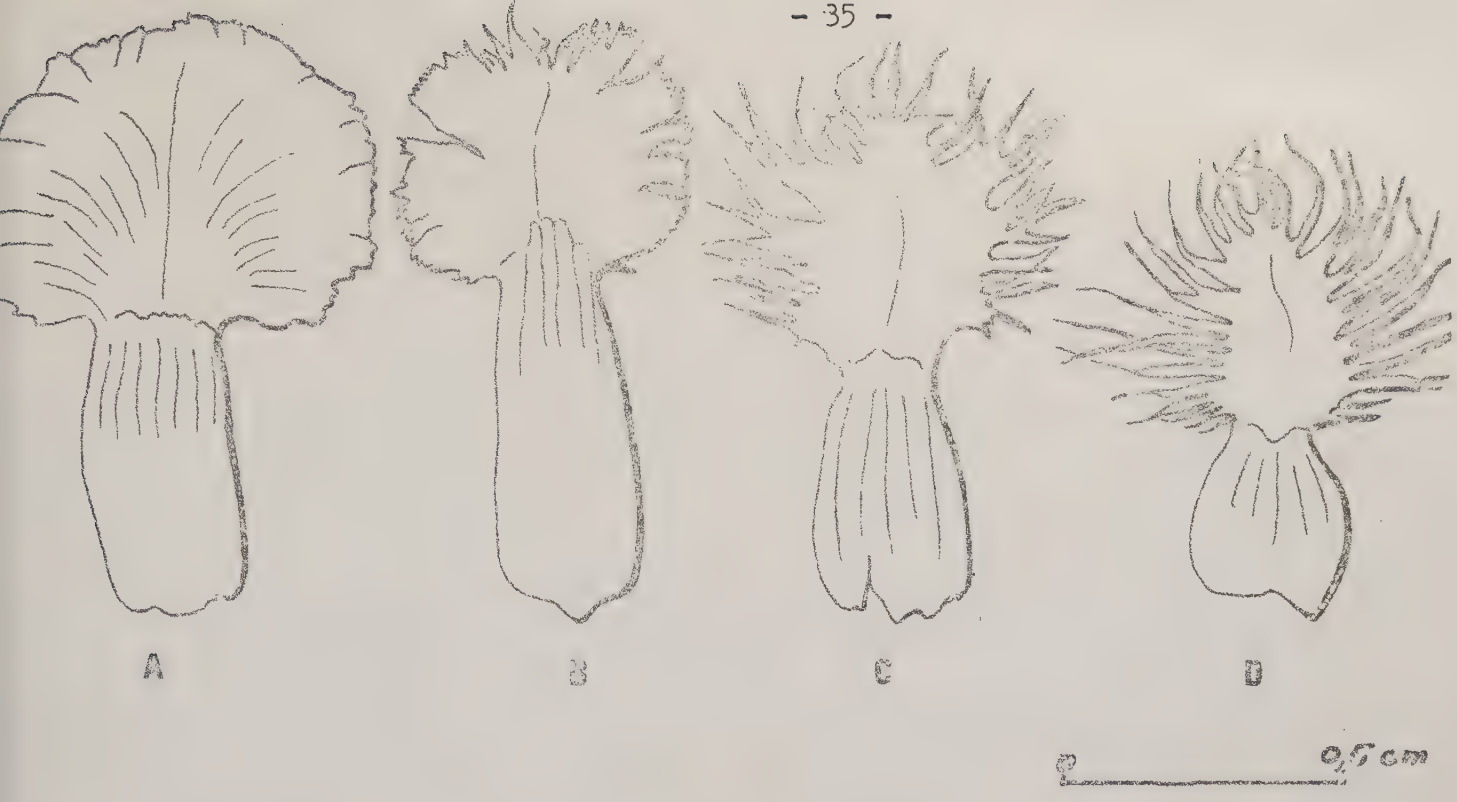


Fig. 20 - Différents types d'écailles dans la Section Jacea Cass.
A., écaille à appendice entier
B., écaille à appendice frangé-lacinié
C., écaille à appendice frangé-pectiné
D., écaille à appendice pectiné.

Fig. 21 - Forme des écailles d'une hélice foliaire prise sur le capitule terminal d'un individu du C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop.

A

B

Fig. 22 - Largeur des appendices des écailles de l'involucre.
A., appendices recouvrants chez C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.
B., appendices non recouvrants chez C. nigra L. ssp. nigrescens Willd. var. rotundifolia (Bartl) Briq.

VI - Pappus

Le fruit des Centaurées est un akène : sa forme générale intervient peu dans la diagnose des taxons de la section Jacea Cass. ; par contre, la présence ou l'absence de pappus y joue un grand rôle.

Ce caractère, dont l'importance a souvent été exagérée, doit être utilisé avec une extrême prudence : en effet, dans la sous-section eujaceae Boiss., la distinction entre les divers taxons est faite grâce à la présence ou l'absence de pappus sur les akènes (G. ROUY, 1905). Or, chez certains individus, les akènes du pourtour du capitule sont souvent dépourvus d'aigrettes, alors que les akènes du centre en possèdent : à quel taxon rapporter ces exemples? D'autre part, J. BRIQUET (1902) signale des individus de C. Jacea L. dont les akènes du centre du capitule sont pourvus d'un pappus alors que ce taxon est sensé n'en pas posséder. Enfin M. DITTRICH (1966,1968) a fait récemment une étude approfondie de ce caractère dans les tribus des Centaureinae et Carduae.

B - CARACTERES VEGETATIFS

I - La forme des feuilles

L'un des caractères morphologiques permettant d'effectuer un premier classement chez C. Jacea L. est la largeur des feuilles supérieures ainsi que leur forme. En effet, d'après J. BRIQUET et F. CAVILLIER (1931) :

- "le ssp. angustifolia Gremli est caractérisé par des feuilles supérieures étroites, linéaires - lancéolées" (Fig. 23, 10-11-12)...
- "le ssp. jacea Gremli est caractérisé par des feuilles supérieures oblongues - lancéolées, plus amples que dans la sous-espèce précédente" (Fig. 23).

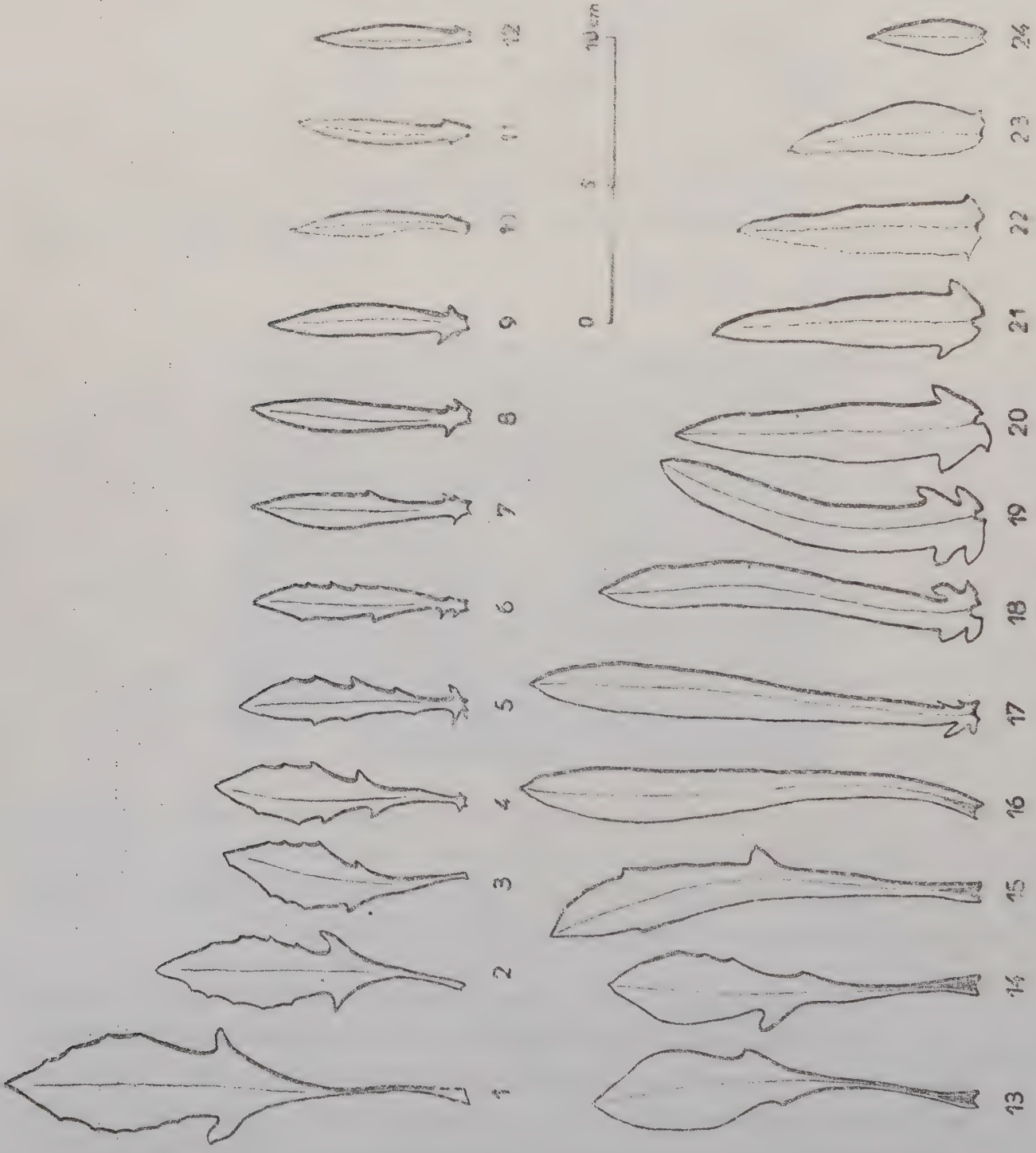
Nous remarquerons simplement l'opposition des termes "linéaires" et "oblongues" difficilement applicables à une même feuille. D'autre part, selon cette diagnose, les deux sous-espèces tendraient à posséder la même forme de feuilles plus ou moins lancéolées.

Or, chez C. Jacea L., différentes formes de feuilles coexistent sur le même pied (Fig. 23), les feuilles de la rosette sont longuement pétiolées et oblancéolées dans les deux sous-espèces ; lors de la montée à fleur, et progressivement le long de la tige, les feuilles deviennent sessiles et soit linéaires, soit lancéolées, selon la sous-espèce

Fig. 23 - Feuilles successives chez C. jacea L. (les feuilles de la rosette n'ont pas été toutes représentées) :

1 à 12 - C.jacea L. ssp. angustifolia Gremli (population n° 1141) 1, feuille du milieu de la rosette. 2, dernière feuille de la rosette (R). 3 à 12, feuilles caulinaires successives. 12, feuille axillant la ramification placée le plus haut sur la tige (T).

13 à 24 - C.jacea L. ssp. jacea Gremli (population n° 1257) : 13 à 17, feuilles de la rosette. 17, dernière feuille de la rosette (R). 18 à 24, feuilles caulinaires successives. 24, feuille axillant la ramification placée le plus haut sur la tige (T).



considérée. Il est donc bien évident que vers le milieu de cet axe, il est relativement difficile de distinguer les feuilles de chacune des deux sous-espèces. C'est pourquoi il est absoluement indispensable, ainsi que l'indique J. BRIQUET (1931), de ne considérer que les feuilles supérieures.

On peut analyser la forme des feuilles de deux façons différentes :

a) en faisant le rapport largeur du limbe / longueur de celui-ci. Or, si nous effectuons ce rapport sur les feuilles successives formées sur l'axe florifère au fur et à mesure de la floraison, on remarque que le rapport indique une différence très nette entre les deux taxons en deux endroits bien définis (Fig. 24) :

- au niveau de la feuille n° 7, c'est-à-dire la dernière feuille de la rosette avant la montée à fleur : le rapport l/L y est maximum dans le ssp. angustifolia Gremli et minimum dans le ssp. Jacea Gremli.

- au sommet de l'axe florifère, la différence entre les deux sous-espèces est inversée : le rapport l/L est minimum dans le ssp. angustifolia Gremli et maximum dans le ssp. Jacea Gremli.

En conséquence, nous avons choisi deux feuilles de référence sur chaque plante, servant à mesurer le rapport l/L. Ce sont la dernière feuille R de la rosette avant la formation de l'axe florifère et la feuille T axillant la ramification située le plus haut sur l'axe florifère, en-dessous du capitule terminal (Fig. 25).

b) par l'angle formé par la tangente à la base du limbe et la perpendiculaire à la nervure principale (Fig. 26). Lorsque cet angle est inférieur à 45°, la feuille est oblongue ou embrassante ; lorsqu'il est compris entre 45° et 70°, la feuille est lancéolée ; lorsqu'il est supérieur à 80°, la feuille est linéaire. Ce sont les deux dernières sortes de feuilles qui sont les plus fréquentes (Fig. 26). Dans le ssp. angustifolia Gremli, on remarque que l'angle α est supérieur ou égal à 80° tout au long de l'axe florifère, par contre cet angle subit d'importantes variations dans le ssp. Jacea Gremli. Là encore, la différence entre les 2 types de feuilles semble la plus marquée au niveau de la feuille de référence (tableau page 42). La base du limbe est tronquée chez les feuilles linéaires, elle est cunéiforme chez les feuilles lancéolées. Dans les deux cas, les feuilles peuvent être auriculées lorsque les lobes situés de chaque côté de la base acquièrent une longueur au moins égale à la moitié du limbe à l'endroit de leur insertion (Fig. 26).

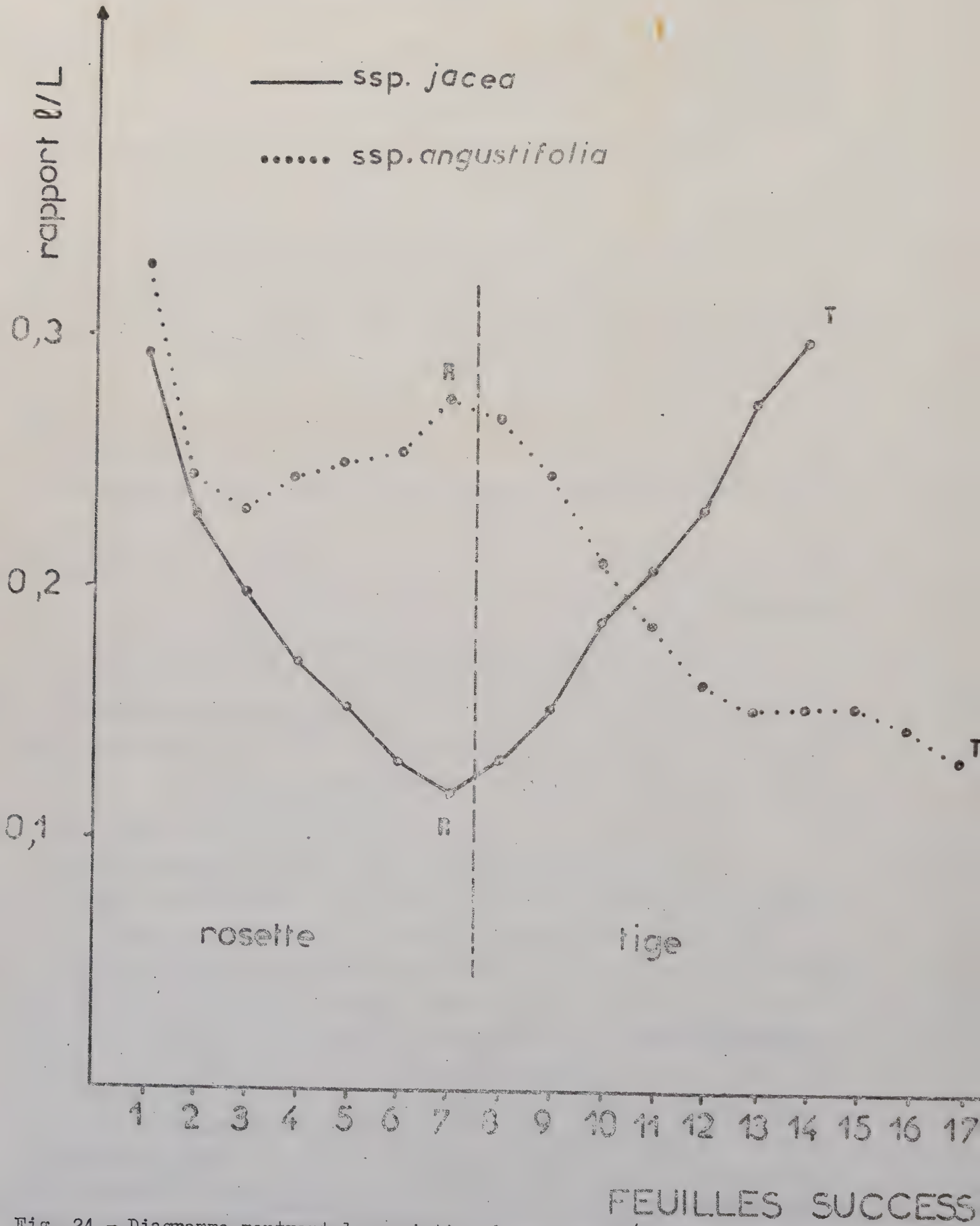


Fig. 24 - Diagramme montrant la variation du rapport l/L dans les deux sous-espèces du C. jacea L. La position des feuilles de référence est indiquée par R pour la rosette, T pour la tige.

Fig. 25 - Extrémité de l'axe florifère montrant la position de la feuille de référence (T) chez C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.

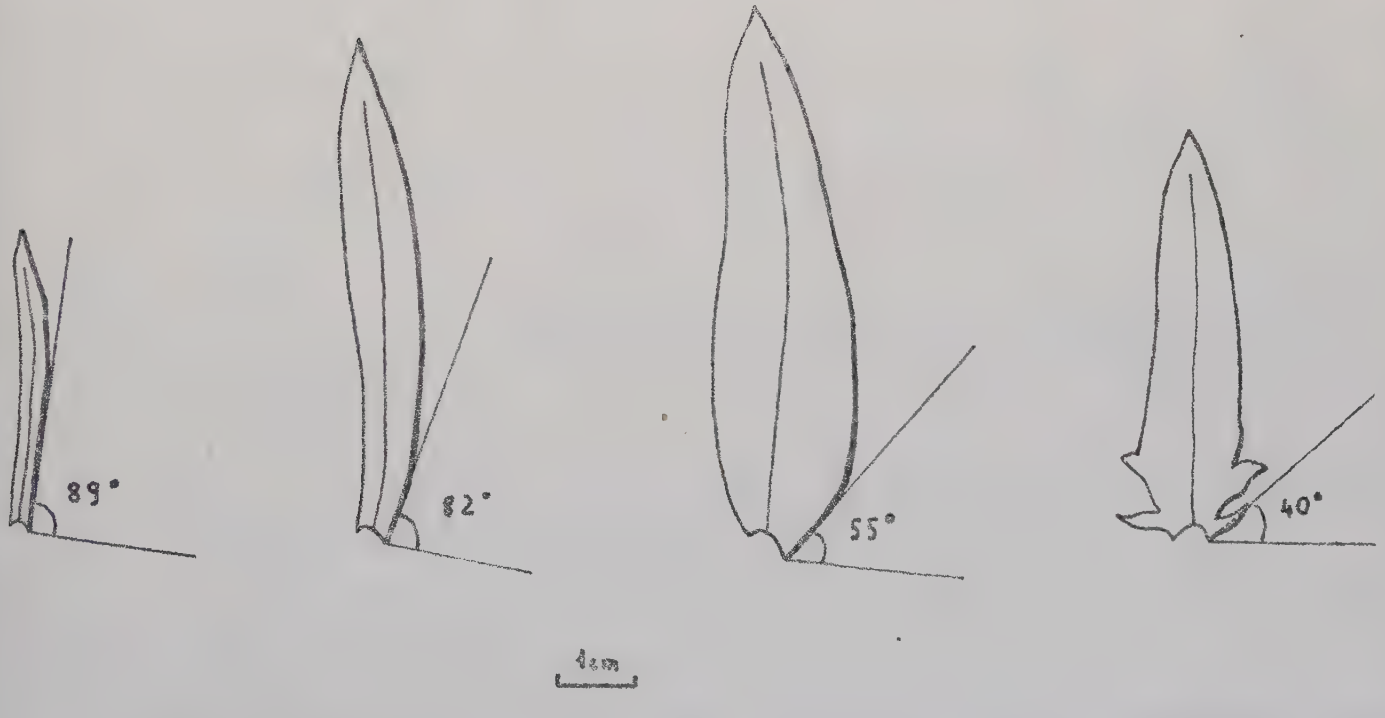


Fig. 26 - Divers types de feuilles chez C. Jacea L.

TABLEAU III Forme des feuilles successives chez deux individus du C. jacea L.

	ssp. angustifolia Gremli		ssp. jacea Gremli		
	rapport l/L	angle ∝ en °	rapport l/L	angle ∝ en °	
1	0,328	50	0,289	70	rosette
2	0,244	63	0,224	75	
3	0,229	73	0,194	75	
4	0,243	73	0,168	75	
5	0,248	73	0,150	87	
6	0,252	73	0,128	87	
7	0,274	73	0,116	80	
8	0,267	80	0,129	70	tige
9	0,241	78	0,149	25	
10	0,207	82	0,185	34	
11	0,184	85	0,206	30	
12	0,160	82	0,230	25	
13	0,151	85	0,272	59	
14	0,152	88	0,296	68	
15	0,151	88			
16	0,142	86			
17	0,130	89			

nota : les nombres soulignés sont ceux des feuilles de référence

Hétérophyllie

Chez C. Jacea L. les feuilles entières sont très rares : elles sont le plus souvent dentées ou lobées. Ces deux caractères sont extrêmement difficiles à manier car, sur la même plante, on passe progressivement de la feuille entière (premières feuilles après les cotylédons) à la feuille dentée, puis lobée dans la rosette. Au niveau de l'axe florifère, il y a ensuite régression des lobes, puis des dents et l'on retrouve des feuilles entières sous le capitule terminal. Chez C. Jacea L., l'évolution des feuilles s'arrête à la formation des lobes, tandis que chez d'autres espèces de Centaurées les lobes foliaires peuvent être eux-mêmes dentées, puis lobés (C. scabiosa L., C. paniculata L., C. calcitrapa L.).

De tous ces caractères, le seul qui ait été utilisé dans la systématique des C. Jacea L. est celui qui porte sur la largeur du limbe. Nous pouvons le définir par le rapport l/L, c'est-à-dire le rapport de la largeur de la feuille caulinaire repère sur la longueur de la même feuille.

La comparaison des valeurs moyennes de ce rapport est très instructive (Fig. 27). Certaines populations présentent le rapport le plus bas et peuvent donc être rapportées sans ambiguité au ssp. angustifolia Gremli : parmi elles, il existe une majorité de populations diploïdes. A l'opposé, quelques populations présentent le rapport l/L le plus élevé : ce sont toutes des populations tétraploïdes et elles peuvent être rapportées au ssp. jacea Gremli, caractérisé par des feuilles caulinaires larges. Entre les deux groupes, il y a une succession de populations tétraploïdes plus ou moins proches des deux extrêmes, et que l'on peut difficilement rapporter à l'une ou l'autre des deux sous-espèces.

D'autre part, si l'on porte sur un même graphique les nuages de points correspondant aux différentes mesures et non plus aux moyennes des rapports l/L des populations précédentes, on observe que les amplitudes de variation interfèrent (Fig. 29) : il existe tous les intermédiaires entre les types extrêmes. La variation porte surtout sur les individus tétraploïdes.

Nous avons donc, pour compléter cette étude, comparé les moyennes des rapports l/L pour un plus grand nombre de populations (Fig. 28) ; on observe alors qu'il existe une continuité telle, entre populations angustifoliées et latifoliées qu'il est difficile d'y trouver une coupure : si les deux extrêmes peuvent être facilement rapportées respectivement au ssp. angustifolia Gremli ou au ssp. jacea Gremli pour ce caractère, l'examen d'un nombre suffisant de populations nous permet de conclure que :

1) Il n'y a pas de limite tranchée entre les deux sous-espèces pour le caractère largeur des feuilles caulinaires.

2) Il existe toute une série de populations critiques que l'on ne sait où placer.

Nous remarquerons aussi que les populations diploïdes sont toutes caractérisées par des feuilles étroites (Fig. 27 et 28) et que, d'autre part, la variabilité foliaire y est faible (écarts-types et dispersion réduits), ce qui laisse supposer un matériel génétique plus

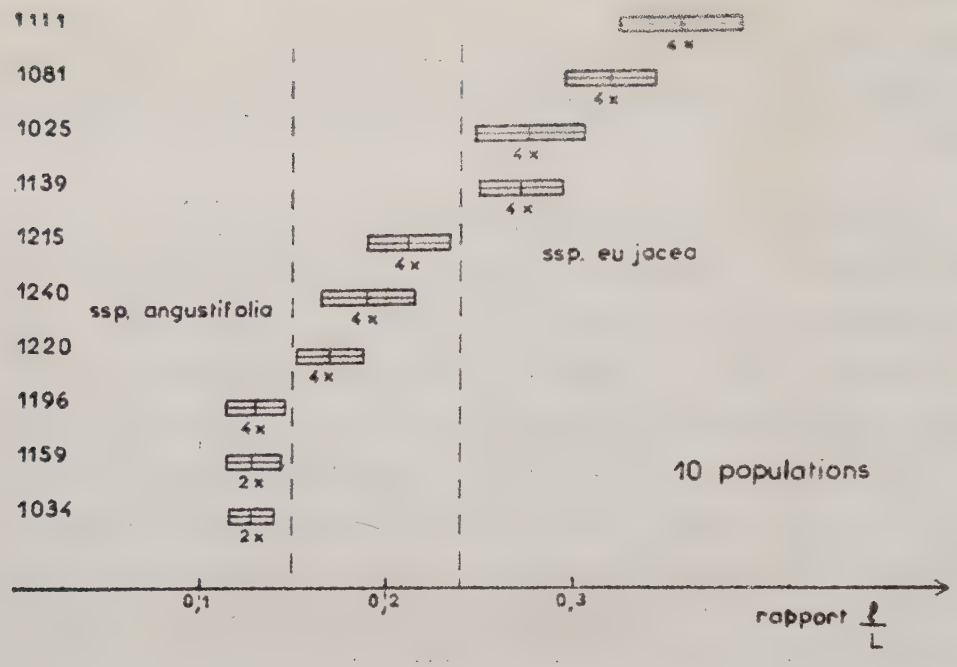

1111
1081
1025
1139
1215
1240
1220
1196
1159
1034
4x
4x
4x
4x
4x
4x
4x
4x
2x
2x
ssp. eu jacea
ssp. angustifolia
10 populations
0,1
0,2
0,3
rapport l/L

Fig. 27

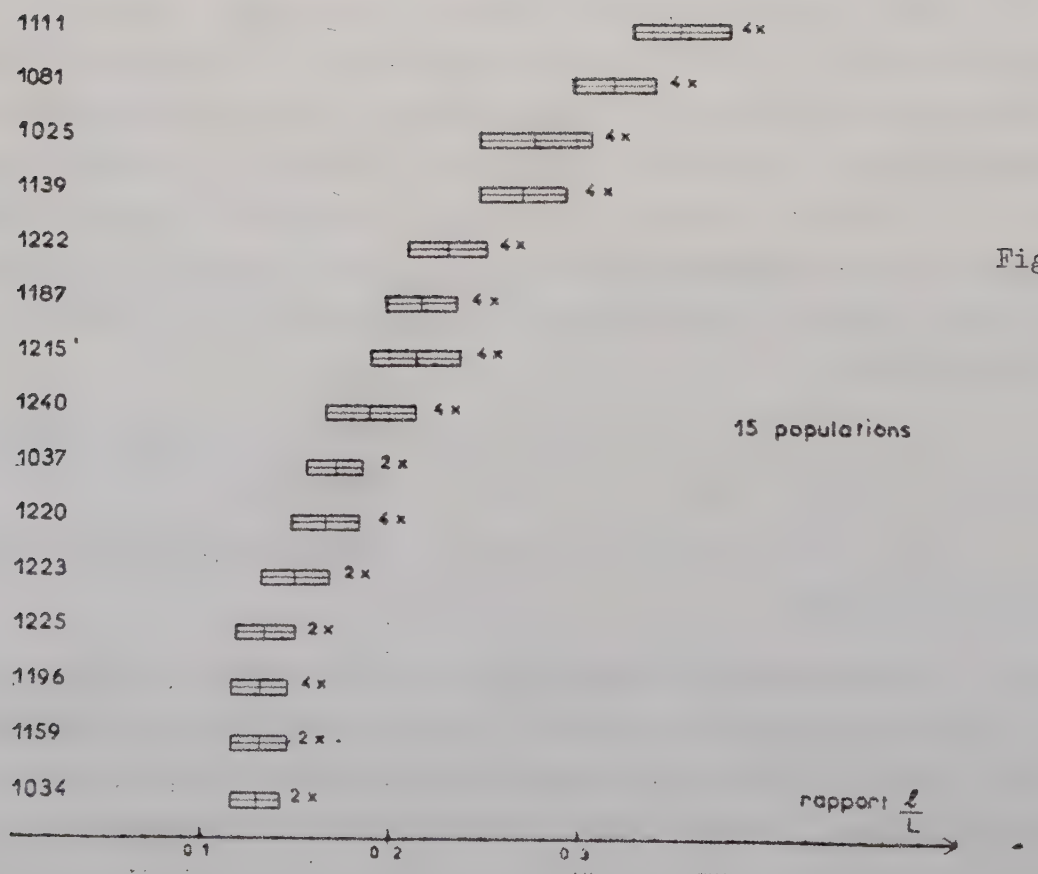

1111
1081
1025
1139
1222
1187
1215
1240
1037
1220
1223
1225
1196
1159
1034
4x
4x
4x
4x
4x
4x
4x
4x
2x
4x
2x
2x
4x
2x
2x
15 populations
0 1
0 2
0 3
rapport l/L

Fig. 28

Fig. 27 - Forme des feuilles caulinaires :
comparaison graphique des valeurs moyennes du rapport l/L pour 10 populations de C. jacea L. Les nombres placés à gauche du graphique indiquent les numéros des populations (voir leur signification page 225).
Dans chaque rectangle le trait vertical médian indique la valeur moyenne observée, de part et d'autre de laquelle ont été reportées les valeurs + $2S_{\bar{M}}$ et - $2S_{\bar{M}}$. Si deux moyennes diffèrent de façon significative, les rectangles ne se chevauchent pas (G.G. SIMPSON, A. ROE et R.C. LEWONTIN, 1960).

Fig. 28 - Forme des feuilles caulinaires :
comparaison graphique des valeurs moyennes du rapport l/L pour 15 populations du C. jacea L. (voir la légende de la figure 29).

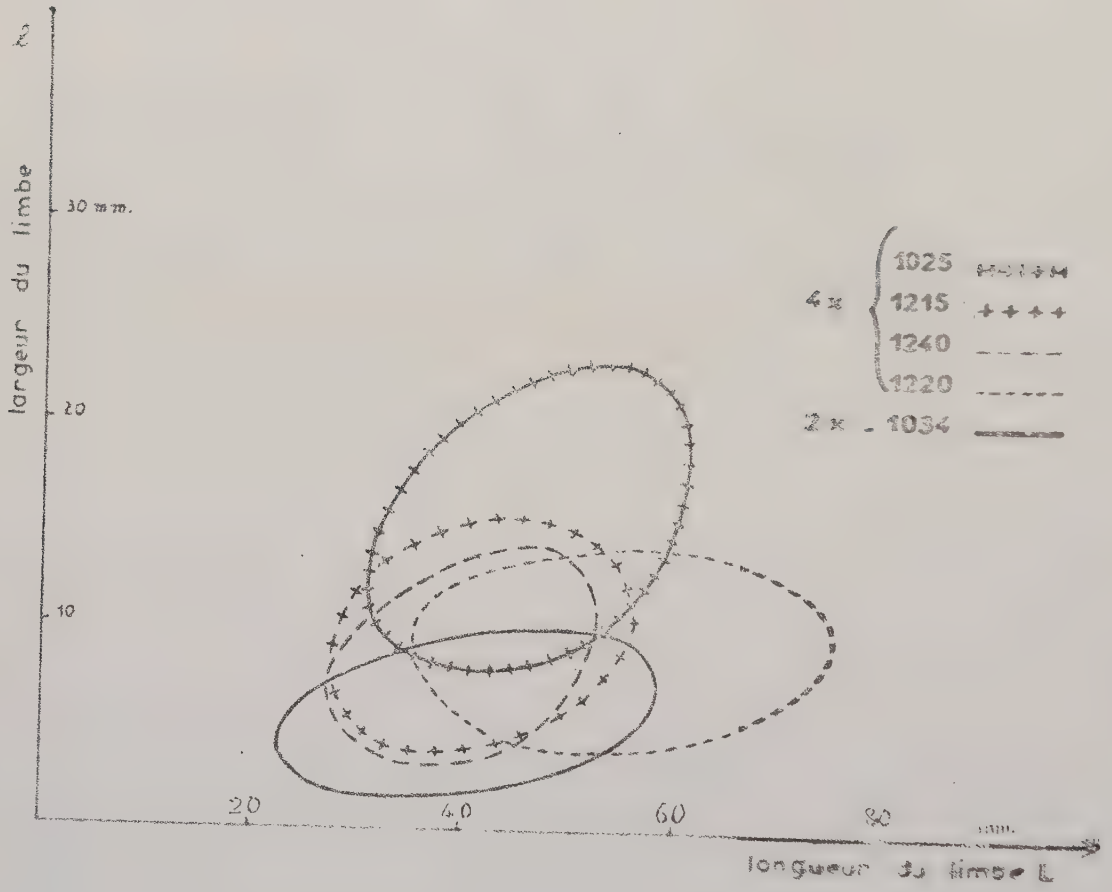

largeur du limbe
30 m m.
20
10
20
40
60
80
mm.
longueur du limbe L
4 x
1025
1215
1240
1220
2 x
1034

Fig. 29 - Schéma de nuages de points montrant la variation de la forme du limbe de la feuille supérieure (feuille de référence T) dans des populations diploïdes et tétraploïdes du C. jacea L. :
I025, ssp. jacea Gremli, tétraploïde
I2I5, I240, I220, ssp. angustifolia Gremli, tétraploïde
I034, ssp. angustifolia Gremli, diploïde
On remarque qu'il existe tous les intermédiaires entre les types extrêmes, représentés ici par les populations I034 et I025.

homogène. Au contraire, au niveau tétraploïde, il existe une série de formes critiques et intermédiaires. Ces échantillons ont été signalés sous le nom de C. Dumortieri Thys. (1869) : ils constituent une des raisons invoquées par J. BRIQUET (1902) pour réunir C. Jacea L. et C. amara L. sous le nom de C. Jacea L. sensu lato.

II - Port et ramification

Le port et la ramification sont assez peu utilisés pour diagnostiquer les divers taxons de C. jacea L. C. VON LINNE (1763) attribue à C. amara L. (=C.jacea L. ssp. angustifolia Gremli) un port "decumbentibus". Pour J. BRIQUET (1931), la distinction entre les deux sous-espèces de C. jacea L. s'effectue comme suit :

TABLEAU IV

	ssp. angustifolia Gremli	ssp. jacea Gremli
Tige	dressée ou ascendante rameuse, jamais simple	id. rameuse dans sa partie supérieure
Rameaux	raides, allongés, grêles ascendants, étalés	courts, épais, ascendants
port	dressé, ascendant, couché	dressé, ascendant, rarement couché

Ces caractères qualitatifs sont fort difficiles à évaluer de façon exacte car ils sont extrêmement fluctuants d'un individu à l'autre dans une même population et, d'autre part, très subjectifs. C'est pourquoi nous avons essayé de les exprimer sous une forme quantitative.

a) La taille des individus et celle des rameaux sont des caractères fortement variables selon les conditions environnantes. Par exemple, la taille moyenne des individus d'une population de C. jacea L. ssp. jacea Gremli (n° 1139) est de 35, 26 $\pm$ 3,07 cm. en milieu naturel, et de 46,70 $\pm$ 3,50 cm. pour les mêmes individus après un an de culture au jardin expérimental. Il en est de même pour la population n° 1199. Par contre, toutes les populations ne réagissent pas par une augmentation de taille significative lors de la mise en culture : ainsi pour la population n° 1215 la mise en culture ne provoque pas d'augmentation de

taille (voir tableau ci-dessous).

TABLEAU V

n° de la population	Longueur h dans la population naturelle (cm.)	Longueur h en culture (cm.)	Taux d'accroissement
1199	8,63 ± 3,02	25,50 ± 5,60	2,95
1139	35,26 ± 3,07	46,73 ± 3,50	1,32
1215	21,70 ± 4,38	23,22 ± 3,32	1,07

Dans chaque cas, nous indiquons la valeur moyenne et son intervalle de confiance à 5%, $m \pm \frac{ts}{\sqrt{n'}}$, s étant l'écart type estimé sur l'échantillon, t la valeur donnée par la table de t pour le nombre de degrés de liberté (n- I) et le risque 5%. Dans le cas de grands échantillons (n = 30), nous avons pris $m \pm \frac{2\,s}{\sqrt{n'}}$.

Ces diverses populations sont cultivées dans des conditions sensiblement homogènes et la réponse à la mise en culture n'est pas la même d'une population à l'autre (taux d'accroissement différent). Il semble donc qu'il doive exister une base génotypique de ces différences et que la taille de chaque population en culture puisse donner un reflet de ce caractère génotypique et, en conséquence, nous permettre une approche de la définition des différents taxons.

b) Densité de la ramification. Afin d'éliminer les effets de variation de taille entre populations naturelles et populations cultivées, nous nous sommes efforcée de faire appel à des rapports plutôt qu'à des valeurs absolues.

Nous désignons par "h" la hauteur de l'axe principal et "a" la longueur de l'axe comprise entre la ramification la plus élevée sur l'axe et le capitule terminal : la longueur "h-a" représente la portion de l'axe principal ramifié. (Fig. 30, II).

D'autre part, l'axe principal n'est pas seul ramifié, les axes secondaires peuvent à leur tour être ramifiés. Nous avons appelé "n" le nombre de ramifications portées par l'axe principal et "o" le nombre de ramifications portées par le rameau placé le plus haut sur l'axe principal. Nous résumons tous ces caractères relatifs à la densité de la ramification par le coefficient

$$Z = \frac{h - a}{n + o}$$

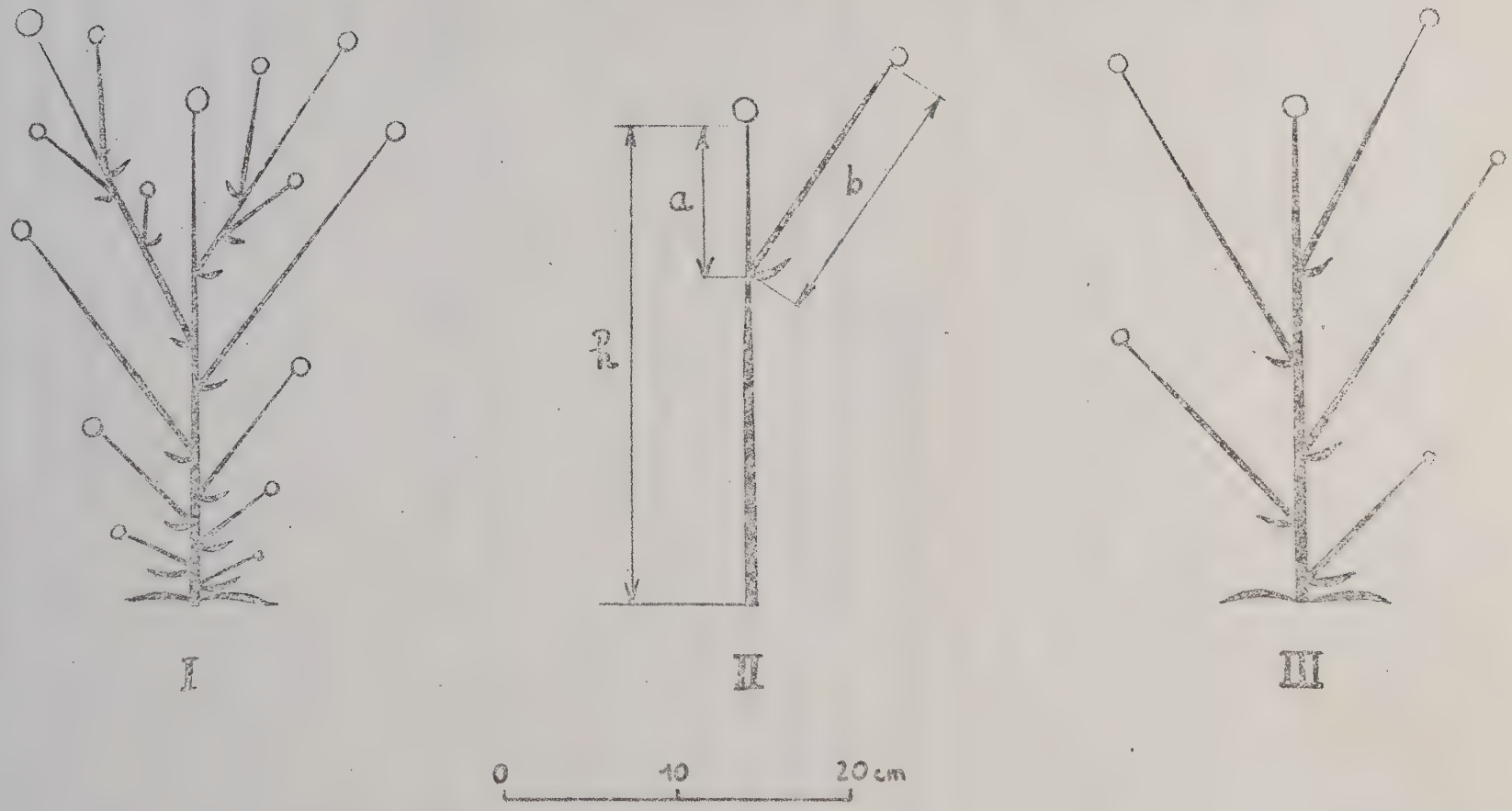


Fig. 30 - Ramification chez C. jacea L.

I, schéma représentant un individu très ramifié (z = I,78)

II, mesure des différents rameaux :

a., longueur de l'axe situé entre la ramification la plus haute et le capitule terminal

b., longueur du rameau placé le plus haut sur l'axe principal

h., longueur de l'axe principal

III, schéma représentant un individu peu ramifié (z = 3,26).

h : longueur de l'axe principal

a : longueur de l'axe situé entre la ramification la plus haute et le capitule terminal

n : nombre de ramifications de l'axe principal

o : nombre de ramifications portées par le rameau axillaire placé le plus haut sur l'axe principal.

Lorsque la plante est très rameuse, n et o sont grands, le coefficient z est petit (Fig. 30, I). Au contraire, si la plante est peu ramifiée (Fig. 30, III), le coefficient z augmente et il tend vers l'infini lorsque la plante n'est pas du tout ramifiée.

c) Pour évaluer le port de la plante, nous avons fait appel au coefficient :

$$\delta = \frac{h}{b \times t}$$

h : taille de l'axe principal

b : taille du rameau axillaire placé le plus haut sur l'axe principal

t : ordre maximum des ramifications.

Nous avons remarqué que lorsque "b", c'est-à-dire la longueur du rameau situé le plus haut sur l'axe principal (Fig. 30, II), était petit, inférieur à la longueur "h", le port général de la plante était dressé (Fig. 31, I). Par contre, lorsque "b" devient plus grand que "h", le port de la plante a tendance à devenir étalé puis rampant (Fig. 31, II et III).

L'ordre des ramifications secondaires peut accentuer les coefficients précédents. C'est ainsi que plus les rameaux axillaires sont ramifiés (2ème, 3ème et 4ème ordres par exemple), plus l'aspect de la plante paraît touffu. D'autre part, si le rameau "b" porte des ramifications des 2ème, 3ème et 4ème ordres, etc..., il s'ensuit un allongement relatif considérable de ce rameau par rapport à la taille de l'axe principal; en conséquence, le port devient rampant (Fig. 31, III)

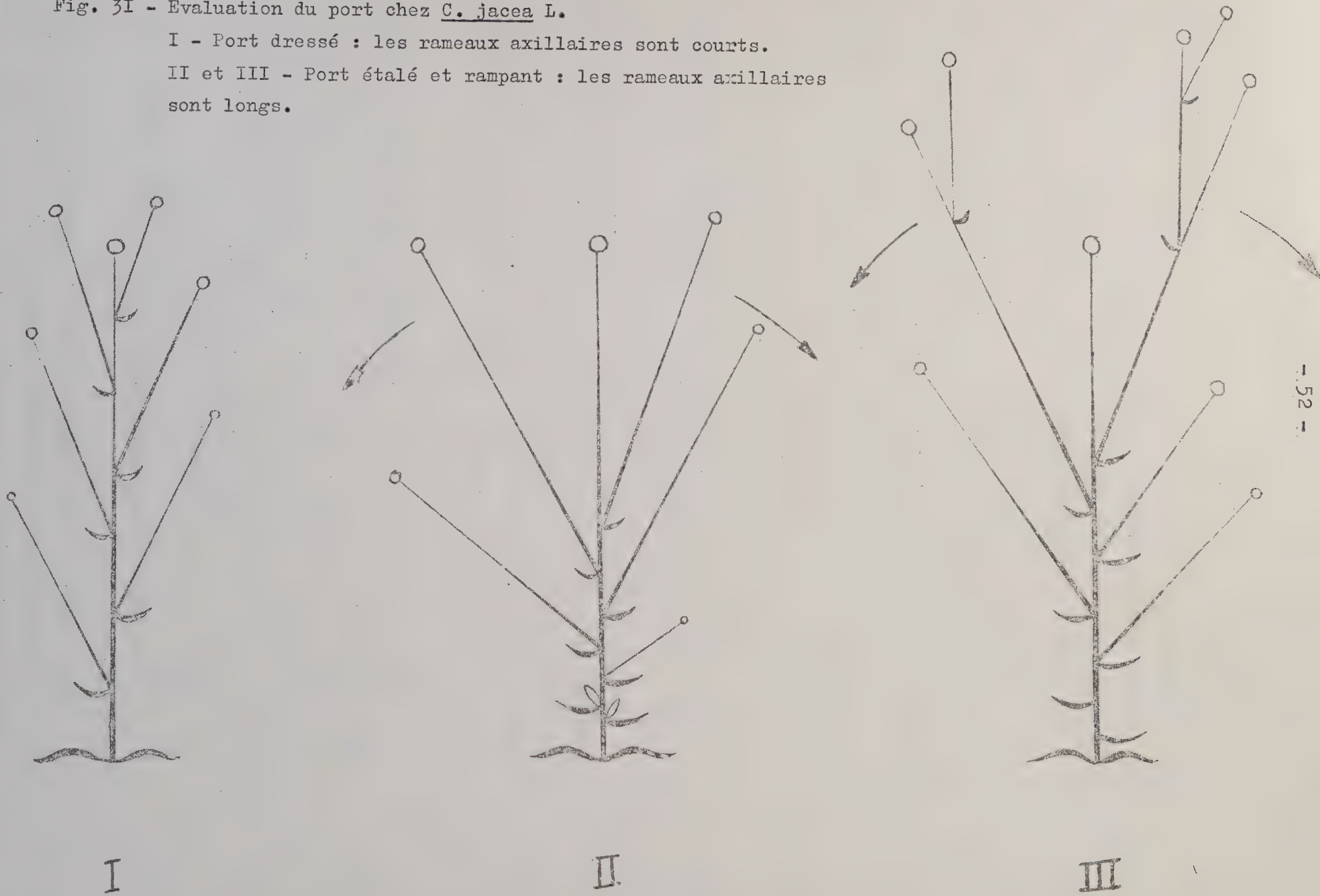
d) L'aspect de la ramification peut être matérialisé par les deux rapports x et y :

- le rapport $y = \frac{h}{a}$, "a" étant la distance comprise entre la ramification la plus haute et le capitule terminal (Fig. 30, II). Si "y" est grand, les ramifications sont réparties tout le long de l'axe principal (Fig. 31, I). S'il est petit, les ramifications axillaires sont resserrées à la base de l'axe principal tandis que le sommet est bien dégagé (Fig. 31, II).

Fig. 3I - Evaluation du port chez C. jacea L.

I - Port dressé : les rameaux axillaires sont courts.

II et III - Port étalé et rampant : les rameaux axillaires sont longs.



- le rapport $x = \frac{b}{a}$ permet de comparer "a" et "b". Si $a = b$, le capitule terminal est au même niveau que ceux des axes secondaires (Fig. 31, II) ; si $a < b$, le capitule terminal n'est pas visible et le port est touffu et peu élancé (Fig. 31, III).

En résumé, les quatre coefficients x, y, z, δ, définis précédemment, sont caractéristiques du port et de la ramification chez les Centaurées.

Nous avons comparé les moyennes de ces caractères en populations naturelles, après un an et deux ans en culture pour la population 1215. Nous avons consigné les résultats dans le tableau suivant :

TABLEAU VI

coefficients	population naturelle	après un an de culture	après deux ans de culture	
X	0,89 ± 0,24	1,13 ± 0,14	1,25 ± 0,12	-
y	3,12 ± 0,72	3,27 ± 0,46	3,11 ± 0,55	-
z	11,53 ± 1,54	5,03 ± 1,56	4,12 ± 1,04	+
δ	3,64 ± 0,88	2,83 ± 0,70	2,32 ± 0,68	-
h (en cm.)	21,70 ± 4,38	23,22 ± 3,32	23,00 ± 4,70	-
a (en cm.)	7,12 ± 1,26	7,55 ± 1,20	8,10 ± 0,68	-

La dernière colonne de droite indique si les écarts observés entre population naturelle et population en culture sont significatifs (+) ou non (-).

On note qu'il n'existe pas de différence statistiquement valable entre les trois séries de mesures pour les coefficients x et y,

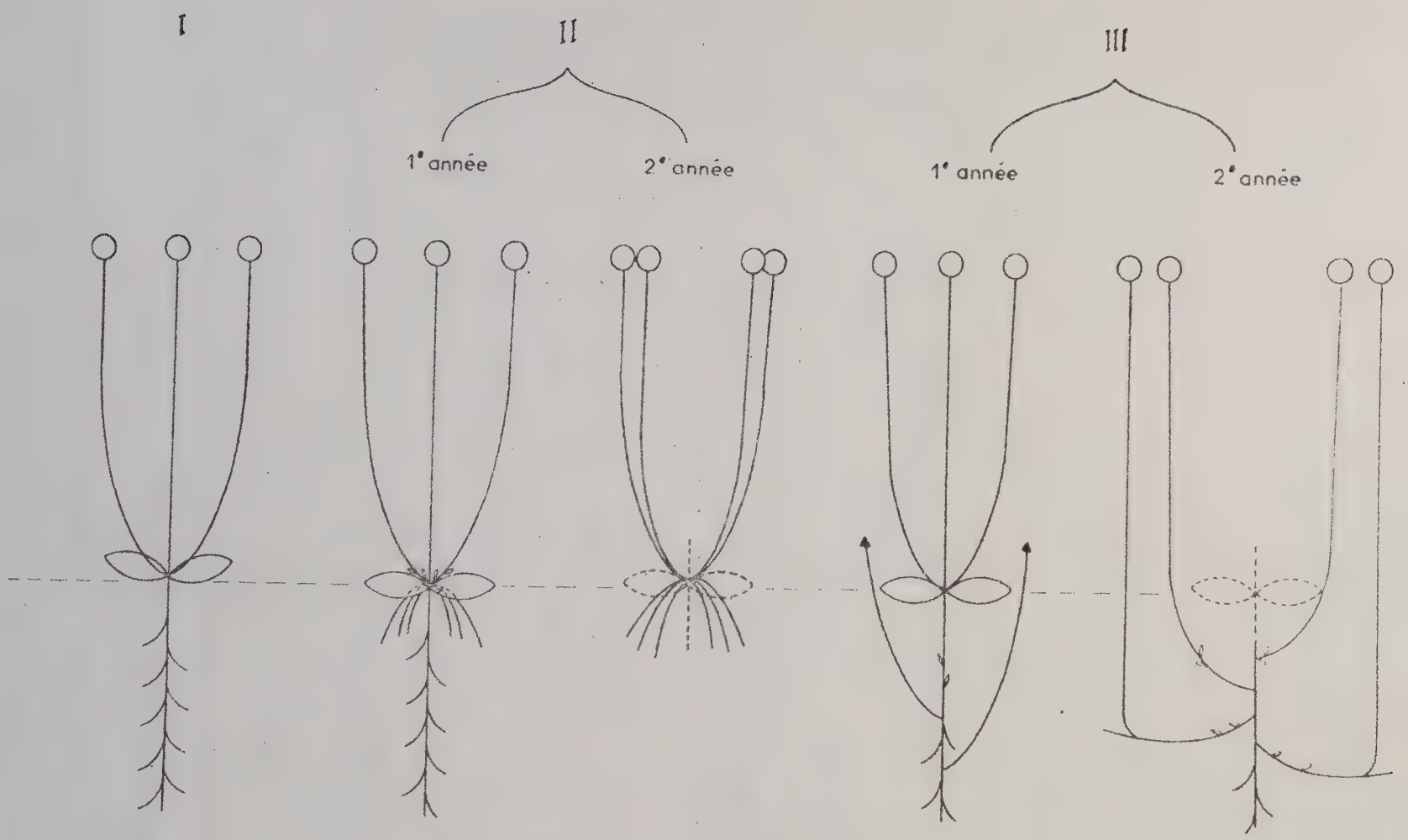


Fig. 32 - Divers modes de ramification dans le genre Centaurea L.

I - Type annuel ou bisannuel (par exemple C. calcitrapa L., C. paniculata L.)

II - Type vivace en touffes compactes : ramification axillaire (par exemple C. jacea L.)

III - Type vivace étalé : ramification par bourgeons de racines (par exemple C. scabiosa L., C. montana L.)

tout au plus peut-on noter que l'étendue de la distribution des différentes mesures est plus grande dans les populations naturelles qu'en culture.

Par contre, la densité de la ramification ($z = \frac{h - a}{n + o}$) est très nettement touchée par la mise en culture. Etant donné que, dans cette population, les tailles de l'axe principal et du rameau a ne changent pas lorsque les plantes sont mises en culture, on peut conclure que ce sont les nombres de ramifications secondaires (n et o) qui ont augmenté. Cette observation rejoint celles qui ont été effectuées sur la compétition entre plantes et où le degré de ramification, c'est-à-dire la pousse des bourgeons axillaires, est directement influencé par la distance entre plantes. Ici, la mise en culture équivaut à l'élimination totale du facteur compétition, donc à l'augmentation très nette de la densité de la ramification. Evidemment, il serait intéressant d'expérimenter à ce sujet, ne serait-ce qu'en calculant la différence de matière sèche produite dans les conditions naturelles et en culture.

Toutes les populations ne se comportent pas comme la population 1215 : en effet, dans de nombreuses autres, la taille de l'axe principal et des rameaux axillaires est influencée par la mise en culture. Dans celles-ci, l'augmentation du nombre de ramifications axillaires en culture est compensée par l'augmentation de la taille de l'axe principal : la densité de la ramification (z) ne varie donc pas, ainsi que l'indique le tableau suivant sur la population 1139.

TABLEAU VII

coefficients	population naturelle	après un an de culture	
X	0,94 ± 0,38	1,57 ± 0,26	-
y	2,57 ± 0,36	4,86 ± 0,30	+
z	14,57 ± 2,87	13,70 ± 2,20	-
δ	2,56 ± 0,90	3,12 ± 0,92	-
h (en cm.)	35,26 ± 3,07	46,73 ± 3,50	+
a (en cm.)	14,73 ± 1,87	10,73 ± 2,80	-

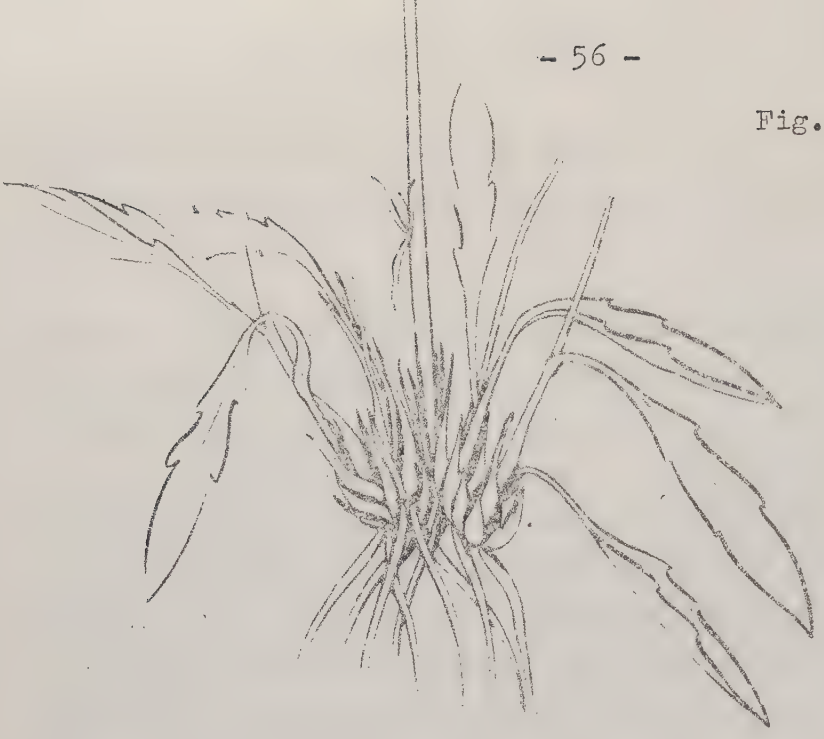


Fig. 33 - Aspect général de la rosette âgée d'un an chez un individu du C. Jacea L. (vivace) la perennance est assurée par les rosettes filles qui possèdent toutes des racines adventives.

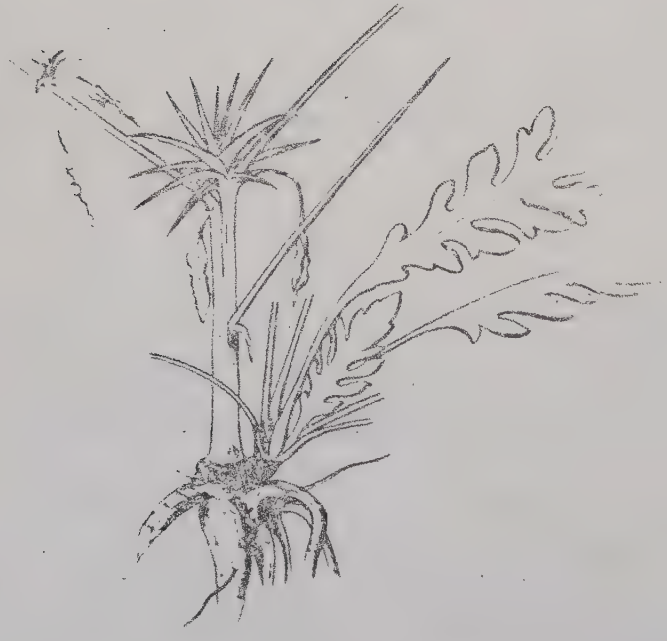


Fig. 34 - Aspect de la rosette âgée d'un an chez un individu du C. calcitrapa L. (bisannuelle) : les rosettes filles sont rares et ne portent jamais de racines adventives.

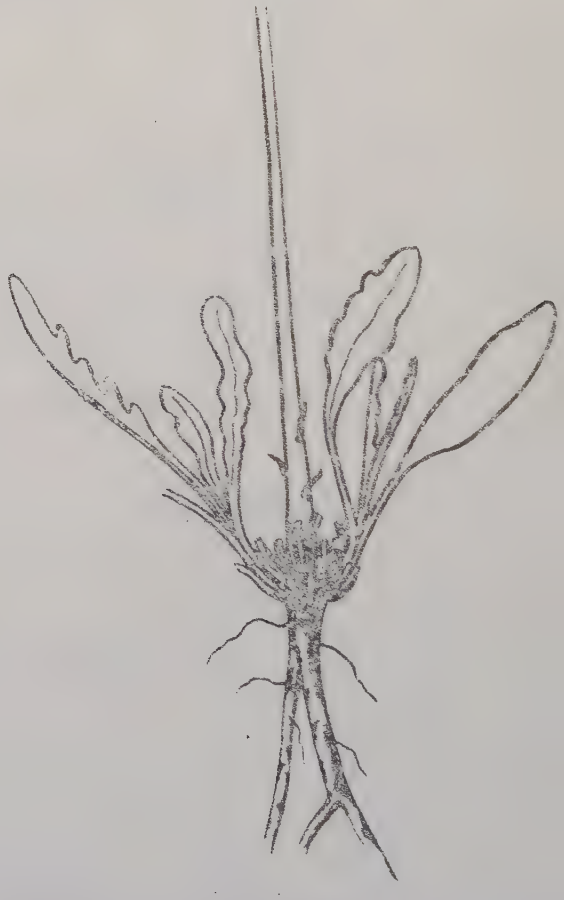


Fig. 35 - Aspect de la rosette âgée d'un an chez un individu du C. paniculata L. (bisannuelle) : les rosettes filles ne possèdent pas de racines adventives (cf. C. calcitrapa L.)

Dans de telles populations, l'axe principal et les ramifications axillaires ne subissent pas forcément le même taux de variation lors de la mise en culture ; il en résulte donc une variation statistiquement valable pour le coefficient y.

En conséquence de toutes ces observations, nous avons décidé de n'utiliser dans les comparaisons ultérieures que les mesures faites sur des populations en culture. Ceci nous permet, d'une part de comparer les populations dans un milieu "sensiblement homogène", d'autre part de les comparer aux hybrides réalisés lors de l'étude biosystématique.

De même que pour la morphologie foliaire, on observe qu'il existe tous les intermédiaires entre les types extrêmes. Nous avons d'ailleurs remarqué que les différents caractères ne varient pas de la même façon au sein des diverses populations.

Il est donc intéressant d'envisager la variation simultanée de plusieurs caractères, à l'aide soit de métroglyphes, soit de méthodes numériques où les caractères sont triés par ordinateur.

III - Acquisition de la pérennance

Chez C. Jacea L., la pérennance est acquise grâce à la présence des bourgeons axillaires de la base qui permettent à la touffe de s'agrandir d'année en année (Fig. 33). Les rosettes axillaires acquièrent, au fur et à mesure de leur développement, un mode de vie autonome grâce à la formation de racines adventives. On retrouve aussi ce phénomène chez C. aspera L. (Fig. 32, II).

Chez d'autres espèces comme C. Calcitrapa L. ou C. paniculata L. les rosettes axillaires sont très peu fréquentes et, si elles existent, n'ont pas la possibilité de s'enraciner par elles-mêmes (Fig. 34, 35). De cette façon, ces plantes ne peuvent renouveler chaque année leur système radiculaire . Elles ont une vie courte : 2 ans, tout au plus trois dans les cas exceptionnels où des rosettes axillaires peuvent se former. Ce ne sont jamais des plantes vivaces dans les conditions naturelles (Fig. 32, I).

Enfin, chez d'autres espèces telles que C. scabiosa L., l'axe épicotylé produit l'inflorescence de la première année, les années ultérieures il est remplacé par la croissance de bourgeons de racines (Fig. IO,page 22).

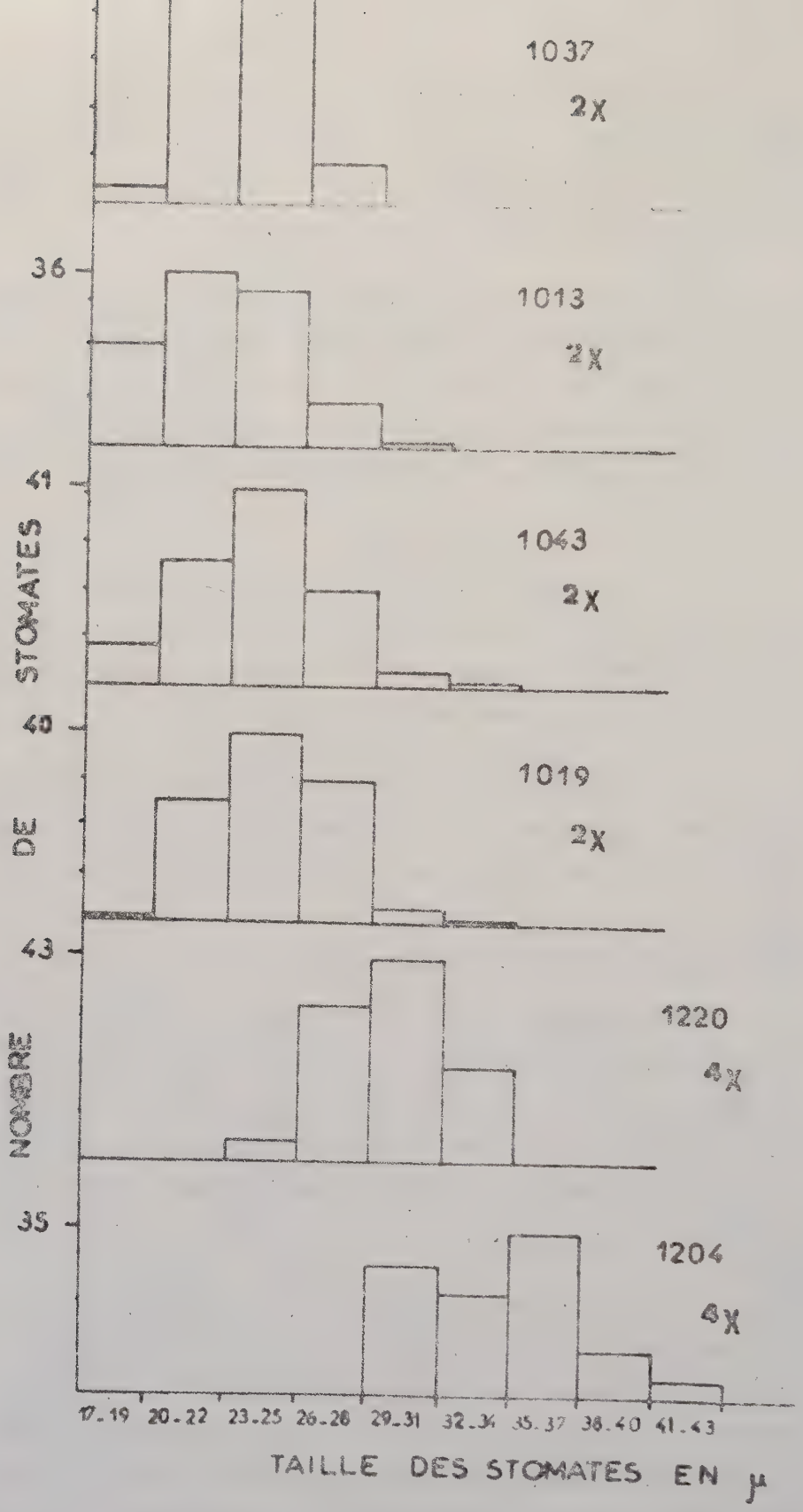


Fig. 36 – Histogrammes relatifs à six séries de mesures de stomates foliaires dans différentes populations diploïdes et tétraploïdes du C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli (1037, Rives de Garde, Italie, 1013, La Turbie, A.-M., 1043, Col S.Jean près de Sospel, A.-M., 1019, Col de Castillon, A.-M., 1220, Serpaize, Isère, 1204, Trets, B.-du-R.) : tailles exprimées en μ de stomates foliaires, mesures effectuées sur la feuille de référence de la rosette (R). Chaque série comprend cent mesures effectuées sur deux individus de la population.

IV - Taille des stomates

Ce caractère n'est évidemment pas utilisé dans la diagnose de C. Jacea L. Néanmoins, il a été employé dans la comparaison quantitative des diverses populations de ce taxon.

D'autre part, il permet une comparaison des taxons diploïdes et tétraploïdes : en effet, une étude statistique a été réalisée sur des populations d'individus diploïdes et tétraploïdes appartenant au ssp. angustifolia Gremli. Nous avons mesuré la longueur des stomates (100 mesures) foliaires prélevés sur la feuille de référence R de plusieurs individus de la même population. Ensuite, nous comparons les moyennes obtenues pour quelques populations.

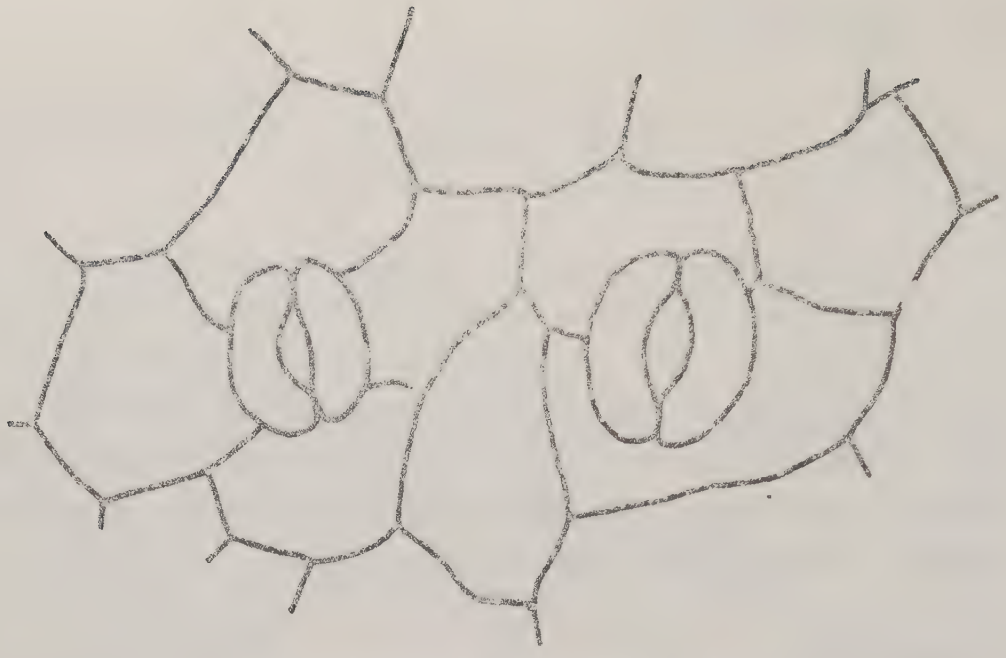
TABLEAU VIII

n° des populations		origine	moyenne en (μ)
diploïdes	1013	La Turbie	21,89 ± 0,54
	1037	Rive de Garde	22,88 ± 0,38
	1019	Castillon	24,60 ± 0,52
tétra ploïdes	1220	Serpaize	30,34 ± 0,94
	1265	Escrinet	31,68 ± 0,58
	1204	Trets	34,76 ± 0,90

Les écarts des mesures entre formes diploïdes et tétraploïdes sont hautement significatifs : les tétraploïdes ont des cellules stomatiques plus longues que les diploïdes.

Si l'on considère, par ailleurs, les histogrammes des mesures (Fig. 36), c'est chez les diploïdes que l'étendue de la distribution est la plus faible (exemple population 1037). R. GORENFLOT (1961) observe le même phénomène en comparant des individus diploïdes et des autotétraploïdes expérimentaux du Plantago coronopus L.

Enfin, les cellules épidermiques des formes diploïdes sont anguleuses et donnent l'aspect d'un pavage régulier tandis que celles des formes tétraploïdes sont nettement plus arrondies et en jeu de patience (Fig. 37).



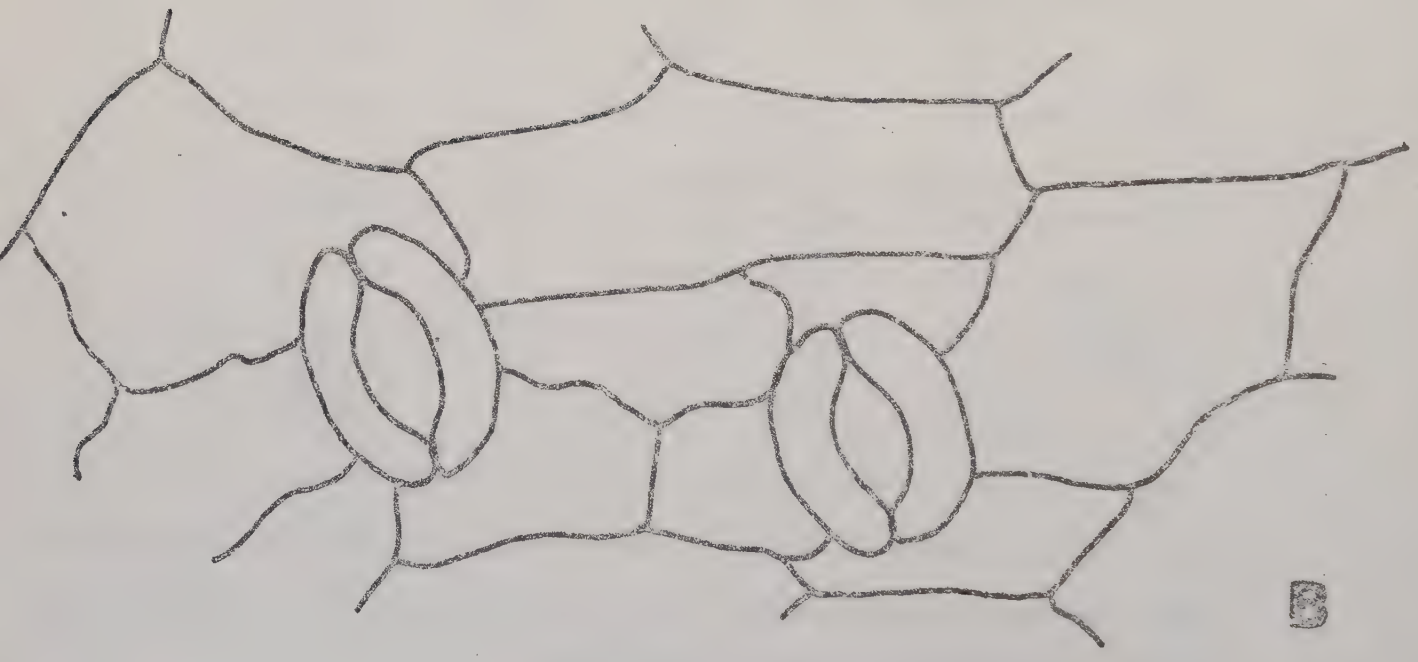


Fig. 37 - Cellules épidermiques et stomates foliaires :
A., C. jacea L. ssp. angustilofia Gremli, diploïde (popul. n° 1013)
B., " " , tétraploïde (pop. n° 1204)

V - La pilosité

Les caractères tirés de l'indument, surtout des feuilles, jouent un rôle important dans la distinction des espèces et des variétés.

Ainsi J. BRIQUET (1931) attribue au C. Jacea L. ssp angustifolia Gremli le caractère "à feuilles blanchâtres, aranéeuses" ; par contre, pour C. Jacea L. ssp jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab., il donne l'indication suivante "glabre ou peu velue".

Or, il n'est pas toujours facile d'exprimer la pilosité par des termes tels que laineux, velu, hérissé, pubescent, termes qualitatifs largement utilisés par le spécialiste, mais qui ne disent rien au profane.

Nous avons pensé qu'il valait mieux, à cet égard, donner une description détaillée des divers types de poils de C. Jacea L. et évaluer la densité de chaque catégorie pour une unité de surface foliaire donnée.

Nous avons observé :

a) poils unisériés longs à base pluricellulaire
b) poils unisériés longs terminés par une soie ; la soie est rapidement caduque et le poil a alors un aspect tronqué à son extrémité
c) poils unisériés courts, terminés par une soie ; là aussi, la soie peut être caduque
d) poils glanduleux.

Le caractère aranéeux ou blanchâtre (chez C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli, par exemple) est dû à la présence de poils sétiformes de l'une ou l'autre catégorie. Le caractère duveteux ou laineux (par exemple chez C. nigra L.) est dû à la présence de poils unisériés longs à base pluricellulaire, etc...

Ces caractères sont utilisables sur les feuilles, mais aussi sur la tige.

C - CONCLUSION A L'ETUDE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE

La variation des différentes populations du C. Jacea L. que nous venons d'analyser peut être résumée comme suit :

1) Dans chaque population, les individus diffèrent les uns des autres par un certain nombre de caractères morphologiques. Leur variation est souvent plus importante dans une même population qu'elle ne l'est entre populations différentes.

2) La variation est plus importante dans les populations tétraploïdes que dans les populations diploïdes.

3) La comparaison des caractères en populations naturelles et en culture montre que certains d'entre eux sont largement influencés par la mise en culture (hauteur des différents axes, ramifications), tandis que d'autres sont plus stables (caractères floraux : écailles, appendices, fleurs rayonnantes).

4) On remarque que, pour la plupart des caractères quantitatifs, il n'y a pas de solution de continuité entre les diverses populations. On peut, par l'étude de ces caractères, arriver à déterminer des types extrêmes de populations, mais ils sont reliés entre eux par une série d'autres populations.

5) Le nombre de chromosomes des diverses populations est très homogène : il n'y a pas de séries polyploïdes, mais seulement deux sortes de cytotypes (diploïdes et tétraploïdes). Il ne semble donc pas que la variation du nombre de chromosomes soit la cause principale de la variation morphologique. Les causes génétiques de la variation sont à rechercher.

CHAPITRE IV

ETUDE BIOSYSTEMATIQUE

INTRODUCTION

A - Principes et Méthodes

Les comparaisons entre populations amènent à mettre en évidence un certain nombre de caractères. Mais un caractère est, en fait, une information et, pour avoir une vue synthétique complète, il y a intérêt à en réunir le plus grand nombre. Il n'est, alors, pas aisé de les utiliser simultanément dans la diagnose d'un taxon.

La systématique moderne fait appel à des méthodes numériques où les données sont traitées par ordinateur, ce qui permet d'utiliser simultanément un grand nombre de caractères et de comparer de nombreuses populations ou de nombreux individus entre eux.

La diversité des caractères permet d'autre part d'évaluer les différences entre populations : les bases de ces dissemblances sont, soit dues à la réaction des plantes dans des milieux variés, soit d'ordre génétique, la variation génétique étant elle-même complexe. On sait que "la plus grande partie de la variation génétique d'une population à éléments interféconds est due à la ségrégation et à la recombinaison des différences géniques qui existaient dans les précédentes générations" , G.L. STEBBINS (1957). La connaissance de la variation chromosomique peut être une première estimation des différences géniques qui existent entre populations, mais elle n'est pas suffisante.

La taxonomie classique est essentiellement phénotypique et non génétique : pour qu'elle le soit, il faudrait pouvoir faire l'inventaire de tous les gènes agissant dans un organisme. La connaissance du génotype d'un taxon ne peut être obtenue qu'indirectement et par paliers successifs à l'aide d'hybridations expérimentales suivies de l'analyse morphologique et cytologique (comportement méiotique) des parents et des hybrides, ou encore par la sérotaxonomie. Ce processus nous renseignera sur les corrélations gènes-caractères.

D'autre part, la fixation des différences génétiques entre taxons dépend :

- de leur mode de reproduction
- de leur isolement génétique,

problèmes que nous examinerons aussi au moyen d'hybridations expérimentales.

Au cours de l'étude biosystématique, nous avons donc utilisé essentiellement :

- des méthodes de taxonomie numérique
- des méthodes génétiques : croisements expérimentaux et analyse de la descendance.

B - Metroglyphes

Il s'agit d'un procédé graphique mis au point par E. ANDERSON (1949) et utilisé depuis par de nombreux taxonomistes : R. GORENFLOT (1959), B. DURAND (1963), D. CARTIER (1965), M. BIDAULT (1968) pour ne citer que des auteurs français.

Sur le diagramme, la position de chaque individu de la population est fonction de 2 caractères quantitatifs. Des caractères qualitatifs ainsi que d'autres caractères quantitatifs peuvent y être ajoutés sous forme de symboles afin de compléter la description de chaque individu (Fig. 40 ou 47).

Cette méthode a l'avantage d'utiliser à la fois des caractères quantitatifs et qualitatifs.

D'autre part, nous effectuons là un premier pas vers l'utilisation simultanée de plusieurs caractères. Enfin, elle permet d'avoir une vue d'ensemble d'un échantillon suffisamment grand dans la population (30 à 50 individus).

Mais plusieurs critiques sont à formuler :

- Le nombre de caractères utilisés pour l'établissement du diagramme est limité (en général 8 à 10 caractères).
- Le nombre de populations que l'on peut comparer par cette méthode est aussi limité : 5 à 10 en utilisant des calques superposables.

- Il existe deux caractères préférentiels servant à établir les coordonnées du diagramme. Ce fait va à l'encontre d'une vision synthétique des caractères. Un individu forme un tout et il n'y a aucune raison préalable de donner davantage d'importance à l'un ou l'autre des caractères et de les hiérarchiser.

C - Analyse factorielle des correspondances

Cette analyse a pour objet de traiter des informations dans le cas d'un grand nombre de variables, corrélées ou non. Les données sont placées dans une matrice dont les lignes représentent les différents caractères, et les colonnes les populations. La méthode utilise la corrélation des données pour construire, à partir d'un espace multidimensionnel, une image plus simplifiée du phénomène étudié. A partir de ces résultats, on peut représenter géométriquement l'ensemble des variables étudiées par un ou plusieurs plans orthogonaux dont les axes de coordonnées sont des "facteurs", non corrélés entre eux. Cette méthode permet d'établir une identification entre les deux ensembles entrant dans la composition des données : dans le cas qui nous occupe, il s'agit de caractères et populations.

On peut, ainsi, faire manipuler très rapidement, par ordinateur, un nombre beaucoup plus grand de données que dans les méthodes précitées. D'autre part, tous les caractères, qualitatifs et quantitatifs, peuvent y être considérés au même titre et ont la même importance au départ.

Il existe plusieurs sortes de caractères :

a) les caractères à 2 états : ce sont les caractères codifiés 0 et 1 (présence ou absence du caractère).

b) les caractères à plusieurs états : on peut toujours ramener ces caractères en plusieurs caractères à deux états.

c) les caractères à variation continue : dans ce cas, ils doivent être ramenés à une série de valeurs comprises entre 0 et 1.

R.R. SOKAL et P.H. SNEATH (1963) qui ont établi les principes de cette nouvelle "Taxonomie numérique" énoncent que la similarité entre les éléments à comparer (individus, populations, espèces) doit s'établir à partir du plus grand nombre possible d'attributs : leur valeur taxonomique est la même au départ.

Nous avons ainsi repéré 46 caractères sur des populations de la Section jacea Cass. Ils ont été partagés en deux séries : caractères végétatifs et caractères floraux.

La première série permet la diagnose des plantes à l'état de rosette, par exemple en hiver ; la seconde fait intervenir des caractères visibles uniquement sur les individus fleuris, donc pendant la période estivale.

D'autres caractères tels que le nombre de chromosomes, le groupement phytosociologique où ont été récoltées les populations, n'ayant pas la même valeur biologique que les caractères précédents, n'ont pas été adjoints au calcul. Ils ont été ajoutés, sous forme de symboles, sur les diagrammes des populations.

Méthode d'interprétation des diagrammes

Dans un calcul donné, l'examen simultané des diagrammes des caractères et des populations (ou individus) permet à tout moment de connaître la valeur d'un caractère en fonction des populations (ou individus) étudiées.

On constate que :

a) Les caractères qui occupent les positions les plus excentriques par rapport à l'origine sont les plus distinctifs et appartiennent aux populations (ou individus) les mieux définies (Fig. 42, A et B, page 84) : ces caractères ont un intérêt taxonomique évident. Cependant, en même position excentrique, on peut trouver des caractères "accidentels", présents seulement dans une ou très peu de populations, et indiquant soit des possibilités de mutation des caractères dans les populations étudiées, soit l'influence introgressive de populations étrangères au calcul (caractère n° 17, Fig. 59, B, page 139).

b) Au contraire, les caractères qui se retrouvent près de l'origine ont un effet nul dans le classement des populations soit parce qu'ils sont disséminés régulièrement parmi elles, soit que leurs valeurs se trouvent annulées car ils sont distribués de façon caractéristique mais dans deux sortes de populations disposées symétriquement par rapport à l'origine (Fig. 43, A et B, page 88). Ces caractères peuvent avoir un intérêt taxonomique à condition de connaître la distribution de leurs différentes valeurs, en fonction du diagramme des populations : c'est ce que nous avons réalisé soit sous forme de calques superposés, soit sous forme de symboles ajoutés au diagramme des populations (caractère 28, Fig. 43, A, page 88).

LISTE DES CARACTERES UTILISES

a - CARACTERES VEGETATIFS

1 - Plante ramifiée (1) ou non ramifiée (0)

2 - Port dressé (1) rampant (0)

3 - Hauteur totale de la plante

4 - x : $\frac{b}{a}$

5 - y : $\frac{h}{a}$

6 - z : $\frac{h - a}{n + o}$

} caractères de ramification

7 - Ordre des ramifications : 1er ordre (1), 2ème ordre (2), 3ème ordre et plus (3)

8 - Couleur de la tige : violette (1), non (0)

9 - Feuilles caulinaires linéaires (0), lancéolées (1)

10 - " " entières (0), lobées (1)

11 - " " nombre de lobes moyens

12 - " " auriculées (1), non (0)

13 - " " embrassantes (1), non (0)

14 - " " raides (0), molles (1)

15 - " " taille ; rapport T = $\frac{l}{L}$

16 - Feuilles basales (rosette) entières (0), lobées (1)

17 - " " nombre de lobes moyens

18 - " " épaisseur

19 - " " taille : rapport R = $\frac{l}{L}$

20 - Pilosité foliaire : poils longs non sétiformes

21 - " " poils longs sétiformes

22 - " " poils courts sétiformes

23 - (Ce caractère a été supprimé)

24 - " " poils glanduleux

25 - Taille des stomates (en μ) sur feuilles rosette

b - CARACTERES FLORAUX

26 - Date de la lère floraison : Juin (0), Juillet (0,5), Août-Septembre (1)
27 - Durée de la floraison : courte (1 mois) (0), longue (1)
28 - Taille du capitule terminal fermé rapport $C = \frac{l}{L}$
29 - " " " ouvert
30 - Recouvrement des bractées: recouvrantes (1), non (0)
Forme des écailles
31 - base : entières (0), frangées laciniées (0,33), frangées pectinées (0,66), pectinées (1)
32 - milieu : entières (0), frangées laciniées (0,33), frangées pectinées (0,66), pectinées (1)
33 - sommet : entières (0), frangées laciniées (0,33), frangées pectinées (0,66), pectinées (1)
34 - forme de l'appendice : appliqué (1), non (0)
35 - " " réfléchi (1), non (0)
36 - " " orbiculaire (1), non (0)
37 - Population de plantes monoïques (0), gynodioïques (1)
38 - Capitule terminal simple (0), géminé (1)
39 - Fleurs rayonnantes (1), non rayonnantes (0)
40 - Tailles des fleurs du pourtour (rayonnantes / celle des fleurons)
41 - Couleur des fleurs centrales: roses (0), rose pâle (0,5), blanches (1)
42 - " des étamines: violettes (0), roses (0,5), blanches (1), pas d'étamine (1)
43 - " des étamines : bicolores (0), unicolores (1), pas d'étamine (1)
44 - " des stigmates : rouges (0), roses (0,5), blancs (1)
45 - " de style : rose (0), blanc (1)
46 - Pappus: oui (0), non (1)

C - AUTRES CARACTERES

47 - Nombre de chromosomes: diploïdes (0), polyploïdes (1)
48 - Groupements phytosociologiques: Rosmarinetalia (1), non (0)
49 - " " Brometalia (1), non (0)
50 - " " Arrhenatheretalia (1), non (0)
51 - " " Holoschoenetalia (Deschampsion) (1) non (0)
52 - " " Molinietalia (1), non (0)

D - Méthodes génétiques

I. Analyse du mode de reproduction

Dans tous nos essais de croisements entre taxons de C. Jacea L. sensu str., nous avons dû, au préalable, préciser quel est le mode de reproduction des plantes utilisées comme parents. Nous y sommes parvenue par trois sortes d'expériences :

- des autofécondations en isolant avant l'anthèse les capitules sous sachets de papier cristal ;
- des expériences de castration, sans apport de pollen ;
- des fécondations libres au jardin expérimental d'Orsay.

Dans ces trois cas, nous rapportons le nombre d'akènes obtenus au cours de l'expérience au nombre de fleurs intéressées par celle-ci ; nous en déduisons le pourcentage de fécondité pour chaque plante envisagée. Chez Centaurea Jacea L., nous avons toujours observé une autostérilité très marquée. En effet, dans les conditions culturales réalisées à Orsay, les autofécondations donnent des résultats très faibles, ne dépassant pas 0,50%, ce qui représente un akène pour trois capitules environ (tableau IX).

TAXON	2n chromosomes	Autofécondations			Fecondations libres		
		Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	Fécondité b/a	Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	Fécondité b/a
C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. diploïdea Guin. (pop. II4I, I043, I0I3)	22	I476	5	0,33%	574	I89	32,92%
C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (pop. I034, II59)	22	580	I	0,I7%	424	238	56,I3%
C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. pannonica Heuff. (pop. II96)	44	I050	0	0	600	300	50,00%
C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. canescens de Not. (pop. II09, IIII)	44	II34	3	0,26%	567	324	57,I4%
C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm.& Grab (pop. I025, II39, II87)	44	2520	II	0,42%	I568	689	43,94%

TABLEAU IX : Autofécondations et fécondations libres chez C. jacea L. sensu stricto.

Par contre, dans des conditions analogues et avec les mêmes plantes en fécondation libre, c'est-à-dire lorsqu'on laisse la plante fleurir au jardin sans empêcher la visite d'insectes butineurs, la fécondité est au moins 100 fois supérieure puisqu'elle varie entre 30 et 60%. De cette façon, nous constatons qu'il existe de l'autostérilité chez Centaurea Jacea L. ; nous en avons précisé le mécanisme par quatre autres séries d'expériences :

- mise en place de sachets d'autofécondation, suivie d'un brossage à l'aide d'un pinceau fin, effectué vers 14 h.30 mn. après la sortie du pollen, afin de faciliter sa mise en place sur les stigmates ;

- castration des fleurs d'un capitule, suivie par un apport de pollen de la même plante ;

- castrations suivies d'un apport de pollen provenant d'une plante de la même population ;

- castrations suivies d'un apport de pollen provenant d'une plante du même taxon, mais appartenant à une autre population.

Les deux premières séries d'expériences ont toujours donné des résultats négatifs, ce qui prouve bien la présence d'autostérilité chez C. Jacea L. Le pollen mis en place sur les stigmates de la même plante ne semble pas devoir germer : des expériences de germination de pollens sur milieux gélosés et miélés, contenant des frottis de stigmates de la même plante sont demeurés négatifs.

D'ailleurs, la conformation des fleurs de Composées ne semble pas favoriser l'autofécondation. Lorsque les stigmates passent à travers le tube synanthéré, ils sont appliqués ; leur partie réceptrice n'est donc pas en contact avec le pollen expulsé à ce moment-là. Les deux stigmates ne se séparent que lorsque le style est complètement déployé ; la partie réceptrice des stigmates est alors placée bien au-dessus des étamines vidées de leur contenu. Dans quelques cas, surtout chez les hybrides ou bien alors en fin de saison, on observe de la protogynie qui favorise aussi la fécondation croisée. Enfin, dans de nombreuses populations de C. Jacea L., nous avons observé que certains pieds présentent une stérilité mâle. L'absence presque totale d'autofécondations, ainsi que la conformation morphologique des capitules, semblent indiquer que la fécondation croisée est de règle chez Centaurea Jacea L.

Or, des croisements effectués entre pieds de la même populatio de la variété genuina Wimm. et Grab. (n° pop. 1187) donnent des taux de fécondité extrêmement variables (entre 1 et 30%). Ce résultat suggère une hétérogénéité génotypique de la population envisagée. Si l'o considère la position des parents dans la population d'origine, on remarque que ce sont les pieds les plus éloignés qui donnent les meilleurs résultats au point de vue des croisements. En conclusion, ce mécanisme d'incompatibilité lié à l'autostérilité que nous avions déjà observée, tendrait à éliminer la consanguinité dans les populations naturelles et à maintenir un taux d'hétérozygotie extrêmement élevé. C'est là un caractère de taxon récent et en pleine expansion.

Des expériences de castration sans apport de pollen ont aussi été réalisées. Elles ont donné une descendance, surtout chez C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli diploïde, ce qui indiquerait qu'il existe de l'apomixie. D'ailleurs, le pourcentage d'akènes obtenu au cours de ces expériences est de 0,30%, correspondant à peu près à celui que nous avions obtenu pour les essais d'autofécondation. En conséquence, nous pensons que les akènes formés après la mise en place des sachets protecteurs seraient en fait dus à un développement apomictique d'ovules non fécondés (C. GARDOU, 1963). L'analyse d'autres croisements expérimentaux nous permettra d'approfondir ce problème.

En conclusion, et dans l'état actuel de notre expérimentation sur Centaurea Jacea L., nous pensons que cette espèce se reproduirait par fécondation croisée typique avec brassage des génotypes parentaux, élimination de la consanguinité par absence d'autofécondation, et cela pour au moins 99,5% des fleurs. Cette absence d'autofécondation est compensée, dans certains cas, par l'existence d'un très faible pourcentage de descendants apomictiques, environ 0,50%.

Ces pourcentages établis au niveau floral sont sujets à variations. En effet, toutes les fleurs d'un capitule n'ont pas la même probabilité de donner des akènes, étant donné qu'il y a au maximum 50 à 60% des fleurs qui en produisent. D'autre part, le taux de germination des akènes est extrêmement variable (entre 1 et 100% suivant les croisements). Enfin, la viabilité des descendants allogames est inconnue. Il est donc difficile de prévoir dans la descendance quelle sera la proportion des pieds d'origine apomictique et celle des pieds allogamiques. Seule une analyse cytologique suivie d'une analyse morphologique de chacun des descendants pourra nous indiquer ce que nous devrons rapporter à l'un ou l'autre de ces deux modes de reproduction.

II. Transport du pollen - pollinisation

Les quelques expériences précédentes montrent que la pollinisation croisée est généralement la plus courante chez C. Jacea L. Elle est favorisée biologiquement et génétiquement, nous l'avons vu : elle l'est aussi par la présence d'insectes butineurs.

En effet, les capitules de Centaurées sont très visités par abeilles, bourdons, papillons, etc... Ces insectes ne semblent pas attirés par la présence du pollen puisqu'ils visitent aussi bien les capitules présentant une stérilité mâle.

Un dispositif mécanique favorise le transport du pollen sur d'autres capitules : lorsque les étamines sont déhiscentes et qu'un insecte se pose sur le capitule, les styles des fleurs arrivées à maturité se détendent en chassant le pollen hors du tube staminal. L'insecte visiteur se charge du pollen qu'il transportera sur un autre capitule, assurant ainsi la fécondation croisée. En effet, au moment où les styles se détendent, les stigmates ne sont pas encore réceptifs puisqu'encore accolés, ce qui fait que la pollinisation des fleurs de ce capitule sera réalisée par une visite ultérieure d'un insecte.

Des expériences au 32 P., effectuées sur Medicago sativa L. par Y. DEMARLY (1963), ont permis de déterminer jusqu'à quelle distance du pied mère les insectes peuvent transporter le pollen. Bien que nous n'ayons pas entrepris de telles expériences sur les Centaurées, nous avons une première approximation de cette distance. Nous avons récolté des akènes issus de fécondations libres au jardin expérimental sur un pied de C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli diploïde, et nous les avons semés. L'année suivante, au milieu de la série de descendants, certains pieds se sont révélés être des hybrides entre C. Jacea L. et C. Calcitrapa L. (nous avons pu comparer ces hybrides accidentels avec les hybrides expérimentaux obtenus par ailleurs). Comme il n'existait dans le jardin expérimental d'Orsay qu'un endroit limité où nous avions repiqué C. Calcitrapa L., il était facile de mesurer la distance séparant le parent Jacea du parent présumé Calcitrapa. Dans ce cas précis, nous avons la certitude que le pollen a été transporté à une distance d'environ 8 mètres (entre 7 m.50 et 9 m.). Ces chiffres sont tout à fait en accord avec ceux que donne DEMARLY pour les luzernes.

III. Technique des croisements

Tous les croisements ont été effectués par pollinisation de fleurs castrées manuellement avant l'anthèse et isolées sous sachet de papier cristal. Après pollinisation, les fleurs ont été maintenues ensachées jusqu'à complète maturité des akènes.

Dans un capitule, les fleurs s'épanouissent de l'extérieur vers l'intérieur (floraison centripète) pendant 6 à 9 jours ; il est donc nécessaire d'effectuer castrations mâles et apports de pollen pendant ces quelques jours au fur et à mesure de l'anthèse.

Chez les Centaurées, les étamines sont terminées par un onglet scarieux (Fig. 16) ce qui permet de les saisir aisément, lors des castrations, avec une paire de brucelles. Ces castrations sont réalisées lorsque les étamines viennent de sortir de la fleur et ne sont pas encore déhiscentes, c'est-à-dire le matin avant 10 h. Par mesure de précaution, bien que certains taxons étudiés ne produisent qu'exceptionnellement des akènes en autofécondation, nous avons toujours procédé à l'ablation des étamines, même chez les individus mâles stériles.

Les apports de pollen étranger ont lieu en début d'après-midi, au moment où les stigmates sont sortis et réceptifs. Ces deux opérations sont répétées tous les jours, au fur et à mesure de l'anthèse des fleurons du capitule considéré et jusqu'à ce que toutes les fleurs soient totalement épanouies.

La récolte du pollen servant aux croisements pose quelques problèmes : il faut isoler en serre chaude la veille du croisement 8 à 10 capitules du taxon considéré. Ces capitules sont placés séparément dans des piluliers contenant du liquide de Knopp dilué. La chaleur et la lumière (lumière d'appoint en cas de temps grisâtre) permettent une déhiscence rapide et régulière des étamines vers midi. Le pollen est prélevé par frottement à l'aide d'une spatule métallique stérilisée et récolté dans un pilulier.

Pour la pollinisation, nous faisons balayer le fond du pilulier par les stigmates au moment où ils sont réceptifs (en début d'après-midi) et nous recouvrons le capitule d'un sachet de papier cristal.

C. jacea L. { ssp angustifolia Gremli ○ 2x ● 4x
ssp jacea Gremli var genuina Wimm. et Grab. ■ 4x
ssp jacea. Gremli var canescens de Not. ▲ 4x

Fig. 38 - Distribution des différents cytotypes observés chez le C. Jacea L.
Les nombres représentent les numéros des populations étudiées (voir page 225).
La région des Alpes-Maritimes entourée d'un pointillé a été agrandie pour faciliter la lecture avec la figure 58, page 129.

BIOSYSTEMATIQUE DU C. JACEA L. SENSU STRICTO

A - POPULATIONS DIPLOIDES

Répartition géographique et relations phytosociologiques

L'aire des diploïdes est limitée à la partie sud-est de la France, aux Apennins et à l'Italie du Nord (C. GARDOU, 1962). (Fig. 38).

Dans les Alpes-Maritimes, on le rencontre dans des groupements appartenant à l'alliance de l'Aphyllanthion et à des altitudes correspondant en gros à l'étage méditerranéen. Ce sont des pelouses sèches installées sur sol basique (pH 8 à 9), compact, maintenant longtemps l'humidité. Lorsque ces groupements sont dégradés, il peut arriver de trouver C. Jacea L. seul au milieu des cailloux.

Par contre, toujours dans le sud-est de la France, mais en exposition nord ou à des altitudes plus élevées que précédemment, c'est-à-dire à l'étage méditerranéen-montagnard, ou bien à des latitudes plus nordiques lorsque l'Aphyllanthion purement méditerranéen n'est plus représenté, on trouve des diploïdes liés à des groupements de pelouses sèches du Xerobromion Br. Bl. et Moor 1938.

a) Il semblerait, à première vue, que la présence dans deux groupements phytosociologiques vicariants (l'Aphyllanthion et le Xerobromion) des représentants diploïdes du C. jacea L., implique l'existence d'au moins deux taxons. En effet, les diploïdes présentent une morphologie extrêmement variable. D'ailleurs, M. GUINOCHET (1957) rapproche les C. jacea L. diploïdes des Alpes-Maritimes, trouvés dans l'Aphyllanthion, de C. pannonica Hayek. Par contre, celles que nous avons récoltées (C. GARDOU, 1962) dans les Alpes-Maritimes ou dans le Piémont italien au sein de groupements du Xerobromion ressembleraient plutôt au C. bracteata Scop. Pourtant, l'étude des caryogrammes des diploïdes (Fig. 2) ne permet pas de mettre en évidence une différence dans ce groupe, ce qui concorde avec l'avis de E.B. BABCOCK (1942) à propos du genre Crepis L. : "Karyotype similitary is not the cause of morphological resemblance in the plants. Its cause is found in the similitary of very many of the genes which the species possess."

b) La faible étendue de l'aire des diploïdes dans les Alpes-Maritimes, le Tyrol et les Apennins indique qu'il s'agit, soit d'un taxon ancien, peu représenté, à aire disjointe et plus ou moins

Fig. 39 - Plaques métaphasiques observées dans les cellules de méristèmes racinaires de deux individus tétraploïdes :

A., C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (pop. n° 1240)

B., C. Jacea L. intermédiaire entre le ssp. angustifolia Gremli et le ssp. Jacea Gremli (pop. n° 1215).

rélictuelle, soit qu'il n'y ait, en France et en Italie, que quelques bastions d'une aire plus vaste et orientale. Du point de vue de l'aire des diploïdes, il semblerait que la première des deux hypothèses soit la bonne.

En effet, la majorité des auteurs scinde le C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli, taxon auquel se rattachent les populations diploïdes par leur morphologie, en trois variétés :

- le var. angustifolia Gremli
- le var. bracteata Scop.
- le var. pannonica (Heuff) Hayek.

Leur distinction est assez subtile puisqu'elle repose sur des tailles de capitule, caractère qui, nous l'avons vu, est difficile à manier. Or, le var. pannonica (Heuff.) Hayek est très bien représenté en Europe de l'Est : Balkans, Karpathes, Croatie (J.L. VAN SOEST, 1947). Il serait très intéressant à cet égard d'en faire la caryologie. Aucun comptage ne nous permet de penser que les cytotypes diploïdes y existent, d'autant plus que M. GUINOCHET (1957) a dénombré sur des akènes du C. pannonica (Heuff) Hayek, en provenance de Roumanie, 2 n = 44 chromosomes.

Cependant, des comptages chromosomiques relatifs au C. weldeniana Rchb. proche du ssp. angustifolia Gremli, de l'île de Krk, en Yougoslavie, nous ont permis d'y trouver aussi une population diploïde (population 639), laissant supposer une aire plus orientale pour les cytotypes diploïdes. Les caryogrammes de cette population (Fig. 2) ne se différencient pas de ceux des autres populations.

c) Les groupements du Xerobromion entrent en contact dans leur partie la plus méridionale avec ceux de l'Aphyllanthion, par exemple dans la zone nord des Alpes-Maritimes, des Alpes de Provence, des Cévennes, des Corbières. Il était intéressant d'observer des populations de C. jacea L. dans ces zones de transition.

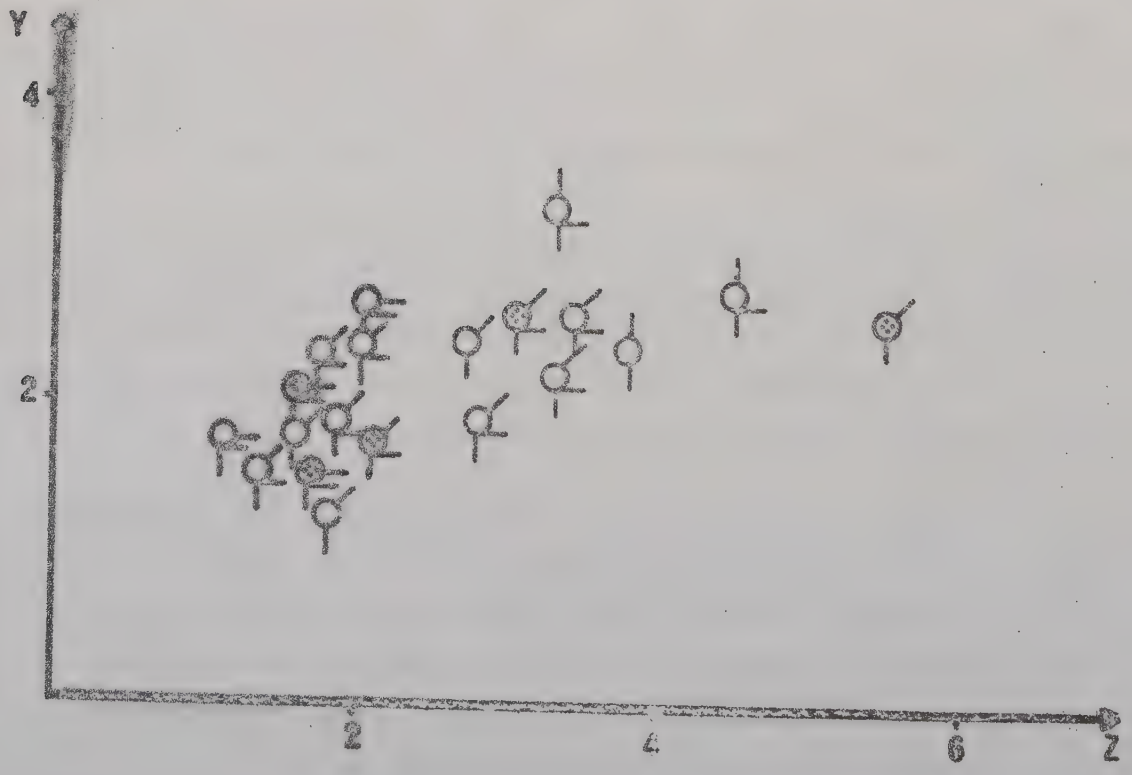
Nous avons donc récolté des C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli dans le massif de la Sainte Baume, dans les Cévennes et les Causses. Dans ces diverses stations, ces plantes sont tétraploïdes (Fig. 39) bien qu'étant morphologiquement très voisines des diploïdes. Par ailleurs, dans ces localités, les C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli furent récoltés dans un Deschampsietum mediae Br.-Bl. (1931), à la Sainte Baume, dans un Astereto-Anthyllidetum Br.-Bl. (1952), dans les Cévennes et dans un Cirsieto-Tetragonolobetum C. Vanden Berghen (1963)

cytologie	○	△	□

port	rampant	ascendant	dressé
	$\delta < 1$	$1 < \delta < 2$	$\delta > 2$

Largeur des feuilles caulinaires	linéaires	intermédiaire	lancéolée
	$l/L \leq 0{,}16$	$0{,}16 < l/L < 0{,}24$	$l/L > 0{,}24$

ramification: caractère $x = \frac{b}{m}$			
	$x < 1$	$1 < x < 1{,}5$	$x > 1{,}5$



A

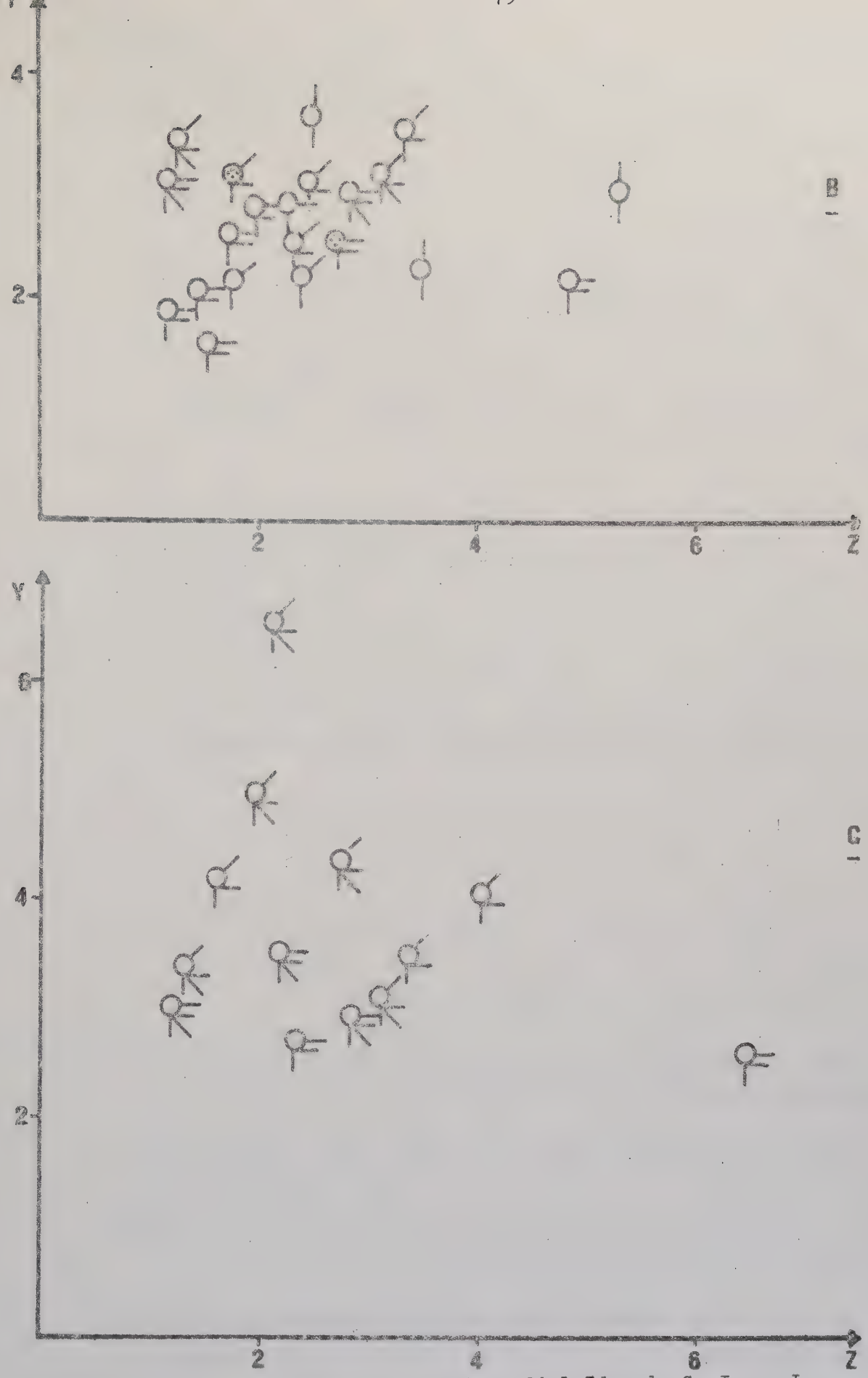


Fig. 40 - Métroglyphes de trois populations diploïdes du C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli :

A - Population 1223, Chiusavecchia, Alpes ligures, Italie
B - Population 1013, La Turbie, A.-M.
C - Population 1037, Riva del Garda, Mt Brione, Italie.

Seule la population 1037 diffère un peu des autres diploïdes par sa ramification

dans les Causses. Ces groupements ne correspondent ni à l'Aphyllanthion ni au Xerobromion, alliances au sein desquelles nous avons trouvé les diploïdes. Ces faits permettent de penser à une origine allopolyploïde du cytotype tétraploïde.

Etude biosystématique

Les métroglyphes, établis à partir de caractères végétatifs des populations diploïdes (Fig. 40), interfèrent les uns avec les autres, et la variation est continue. En particulier, il n'y a aucune distinction possible entre les populations trouvées dans des pelouses du Xerobromion et celles trouvées dans l'Aphyllanthion (Fig. 41).

Une analyse factorielle des correspondances effectuée avec tous les caractères présents chez C. jacea L. sensu stricto (Fig. 42, A et B) indique que les cytotypes diploïdes sont nettement circonscrits du point de vue morphologique : les diverses populations diploïdes du C. jacea L. forment un nuage bien délimité et isolé des autres populations (Fig. 42, A).

Les caractères qui y correspondent (Fig. 42, B) sont :

- présence de poils glanduleux (caractère n° 24)
- " " " courts sétiformes (caractère n° 22)
- " " " longs sétiformes (caractère n° 21)
- floraison automnale (caractère n° 26)
- fleurs centrales plus claires que celles de la périphérie (caractère n° 41)
- feuilles caulinaires étroites (caractère n° 15)

Tous ces caractères influent fortement pour le regroupement des populations diploïdes.

Par contre, si l'on effectue une analyse avec seulement des caractères quantitatifs, on constate que le groupe diploïde est scindé en deux. Ce classement correspond, en gros, à celui que nous avions effectué par la phytosociologie (Fig. 43, A).

Aux populations trouvées dans le Xerobromion correspondent les plantes possédant :

- de nombreux poils glanduleux (caractère n° 24)
- une taille générale (h) faible (caractère n° 3)
- une ramification peu dense (z) (caractère n° 6)
- un capitule élargi (rapport l/L=I) (caractère n° 28)

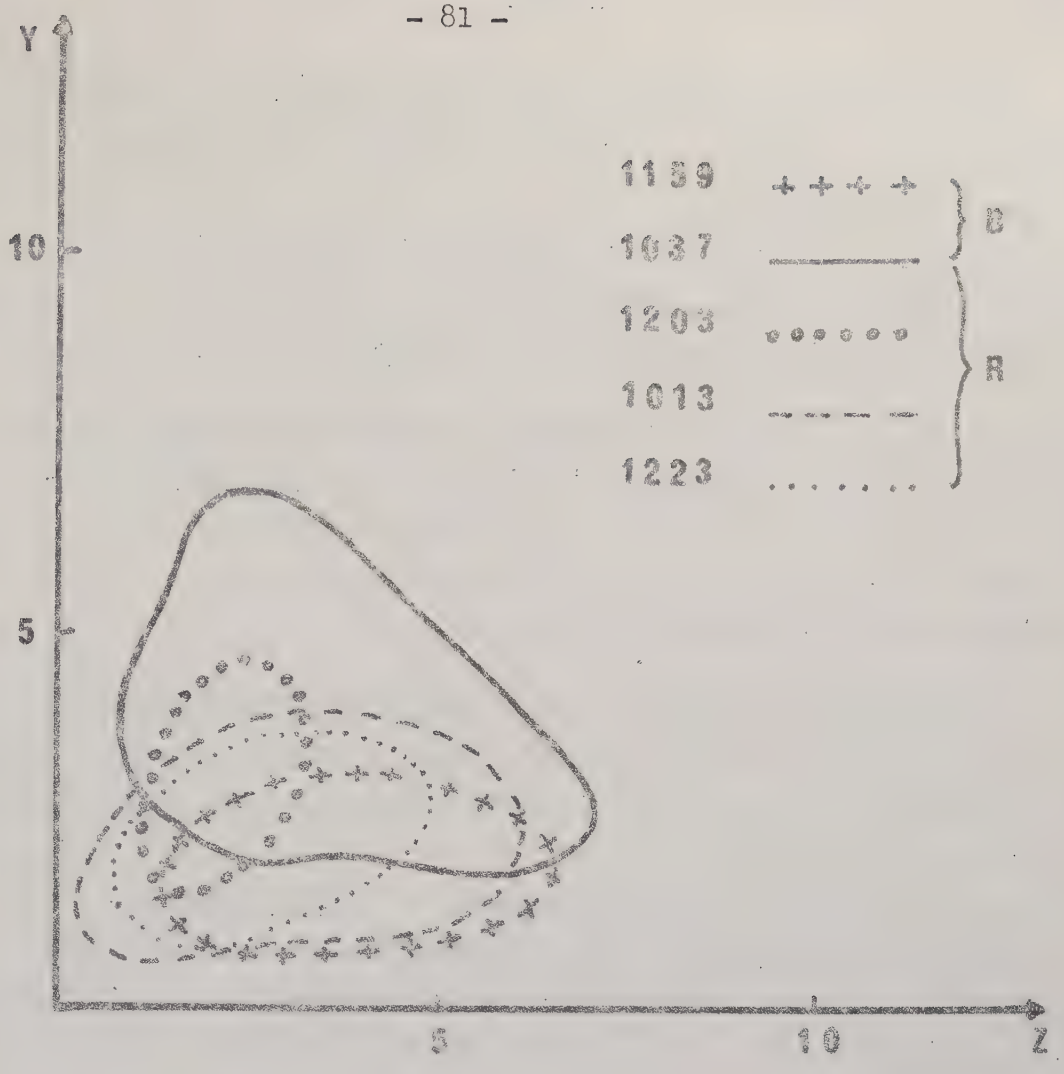


Fig. 41 - Nuages de points représentant la variation de cinq populations du C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli diploïdes :
1159, Sondrio, Valteline, Italie
1037, Mt Brione, Riva del Garda, Ht Adige, Italie
1203, Valbonne, A.-M.
1013, La Turbie, A.-M.
1223, Chiusavecchia, prov. Imperia, Italie
B., populations récoltées dans le Xerobromion
R., populations récoltées dans l'Aphyllanthion
Y. et Z., caractères de ramification (voir page 48 et suiv.)

Parmi ces populations diploïdes, celle de Riva del Garda se différencie par sa ramification, les autres se recoupent partiellement.

Aux populations trouvées dans l'Aphyllanthion correspondent :

- un grand nombre de poils sétiformes (feuilles très blanches) (caractères 21 et 22)
- une taille plus élevée que précédemment (caractère n° 3)
- une ramification dense (caractère n° 6)
- un capitule étroit (rapport l/L< I) (caractère n° 28)

Du point de vue systématique, on pourrait rattacher le premier groupe de ces populations diploïdes au var. bracteata Scop., mais en précisant bien qu'il ne s'agit pas forcément de plantes à gros capitules. Le second groupe pourrait être rattaché au var. diploïdea Guin. (M. GUINOCHET, 1956 a).

La distinction entre les deux sortes de populations ne se fait pas de manière tranchée : il y a, entre les deux groupes, une série de populations diploïdes intermédiaires que l'on trouve dans des groupements phytosociologiques où l'on peut noter, à la fois, la présence de plantes du Xerobromion et de l'Aphyllanthion. Ce groupe intermédiaire possède les capitules élargis du var. bracteata Scop., mais les autres caractères le rapprochent plutôt du var. diploïdea Guin.

Pour compléter cette étude, nous avons effectué des essais de croisements entre des individus des deux sortes de populations diploïdes :

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli, récoltée dans un groupement du Brachypodieto-Centaureetum bracteatae Br.-Bl., 1961 à Sondrio (Italie du Nord) ; elles sont à 2 n = 22 chromosomes. (pop. 1159)

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli, récoltée dans les Alpes-Maritimes dans un groupement des Ononido-Rosmarinetea ; elles sont aussi à 2 n = 22 chromosomes. (pop. 1141)

Le croisement s'effectue avec succès dans les deux sens (Tableau X, A - page 86). Cependant, les hybrides obtenus sont partiellement stériles, (Fécondité de 4,58%). Ce fait, mis en parallèle avec l'étude des méioses polliniques montre que, malgré un même niveau de ploïdie, une morphologie voisine, ces populations sont génétiquement séparées. Il s'agit là d'une séparation résultant d'une spécialisation écologique divergente et soulignée probablement par une légère différence d'ordre génique.

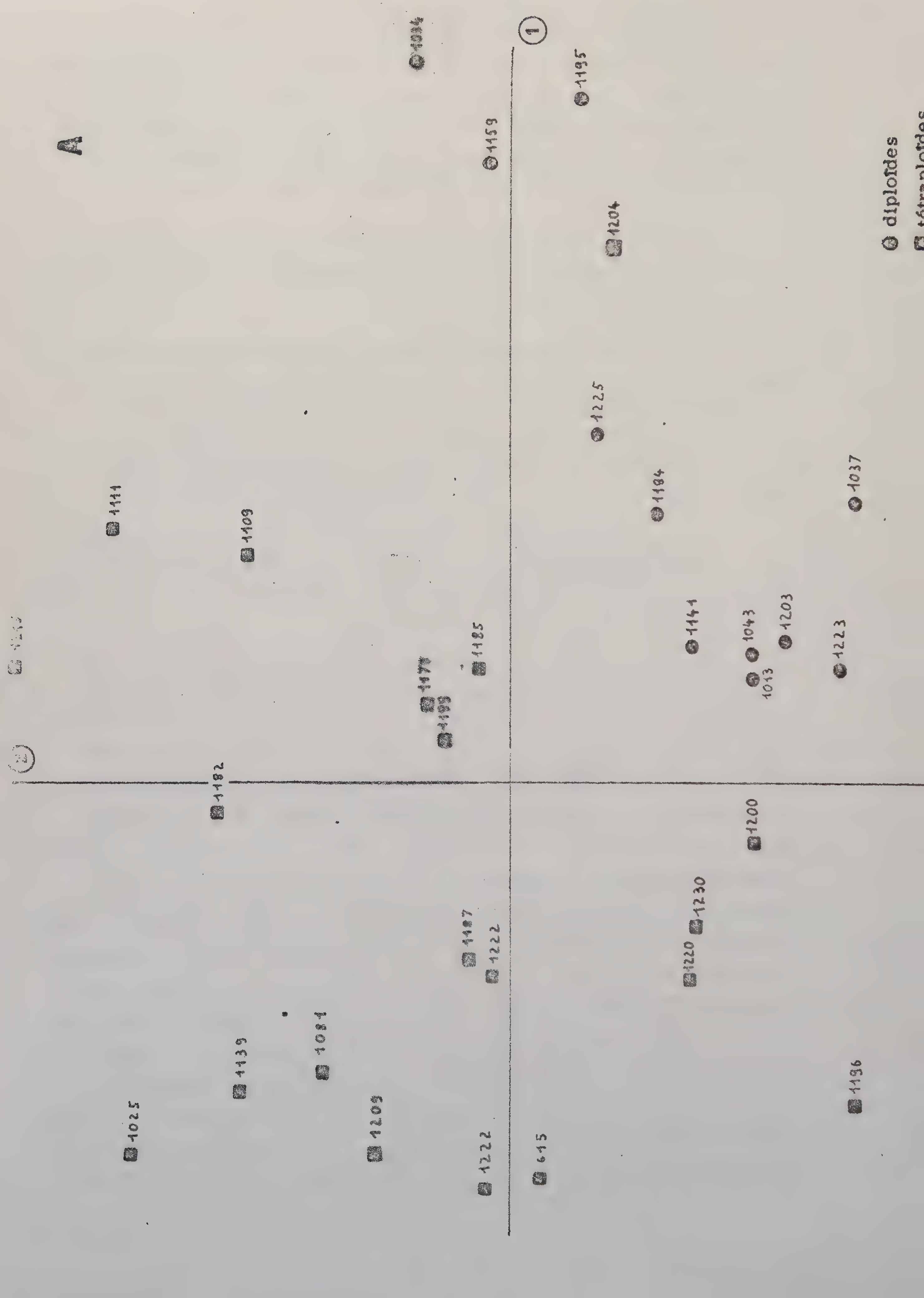
Par ailleurs, une étude cytologique de chacun des hybrides F_1 montre que leur nombre de chromosomes n'est pas toujours diploïde comme on l'attendrait en croisant deux plantes diploïdes. En effet, parmi les 32 descendants F_1 examinés, il y avait 28 diploïdes, 1 triploïde et 3 tétraploïdes. Les tétraploïdes et une partie des diploïdes sont fertiles ; le triploïde et le reste des diploïdes sont stériles.

Les individus triploïdes et tétraploïdes auraient pris naissance à partir d'une anomalie de la méiose respectivement chez un ou deux des parents.

Du point de vue morphologique, les populations parentales diploïdes différaient par un caractère quantitatif de ramification. Si l'on fait un métroglyphe en fonction de ce caractère des populations parentales et des hybrides obtenus, on constate que, quel que soit le sens du croisement, la descendance F_1 est morphologiquement intermédiaire (Fig. 44).

D'autre part, dans ce métroglyphe, on ne note pas de différence significative entre descendants diploïdes, triploïde et tétraploïdes : aucun d'entre eux n'est isolé des hybrides.

Le cas des hybrides triploïde et tétraploïdes est intéressant à considérer. On peut expliquer la descendance triploïde à partir du croisement de deux plantes diploïdes si l'on admet que la fécondation, au moment du croisement, a eu lieu entre un gamète femelle non réduit et un gamète mâle réduit ou inversement. A. et G. MUNTZING (1944) ont signalé un cas similaire lors du croisement de Potentilla argentea L. X P. opaca, toutes deux diploïdes. Ce croisement a donné, parmi une série de descendants diploïdes, 4 triploïdes et 1 pentaploïde. A et G. MUNTZING expliquent la présence de cette descendance inattendue par le fonctionnement de gamètes femelles non réduits dans le cas des triploïdes et par le fonctionnement d'un sac embryonnaire contenant un nombre de chromosomes double du nombre somatique pour le pentaploïde. M. BIDAULT (1968) obtient aussi une descendance triploïde lors du croisement de deux populations diploïdes du Festuca ovina L. var. glauca Hack. sv. pallens Hack. G.L. SMITH (1963 a et b), au sujet du croisement entre Potentilla tabernaemontani Aschers heptaploïde à 2 n = 49 chromosomes et Potentilla crantzii Beck. hexaploïde à 2 n = 42 chromosomes, observe une descendance décaploïde à 2 n = 70 chromosomes. Cette descendance ne


A
1
2
1034
1195
1159
1204
1225
1184
1037
1111
1109
1144
1043
1203
1013
1223
1185
1182
1200
1230
1220
1187
1222
1025
1139
1084
1209
1222
615
1196
diploïdes

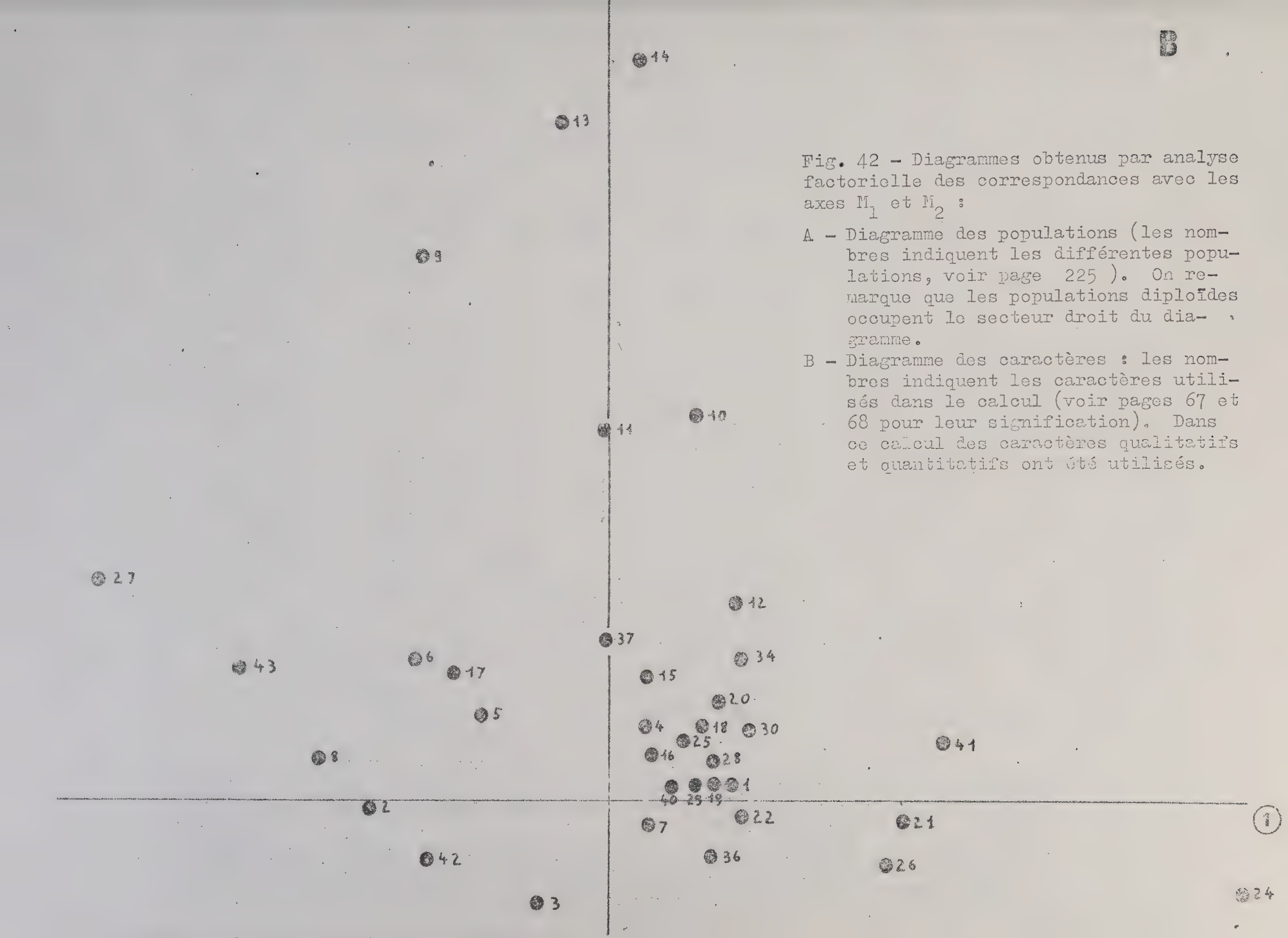


Fig. 42 – Diagrammes obtenus par analyse factorielle des correspondances avec les axes M_1 et M_2 :

A – Diagramme des populations (les nombres indiquent les différentes populations, voir page 225). On remarque que les populations diploïdes occupent le secteur droit du diagramme.

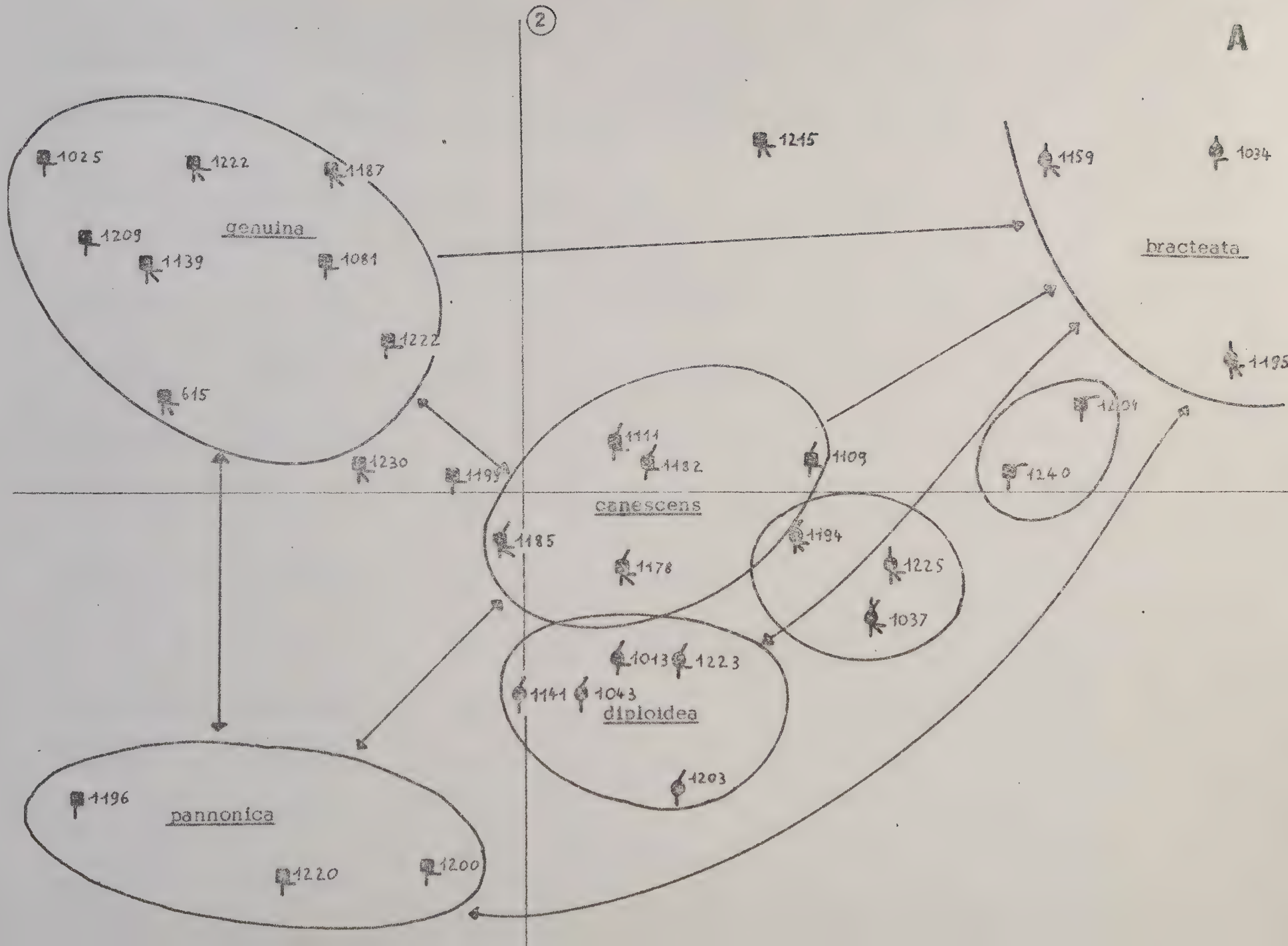
B – Diagramme des caractères : les nombres indiquent les caractères utilisés dans le calcul (voir pages 67 et 68 pour leur signification). Dans ce calcul des caractères qualitatifs et quantitatifs ont été utilisés.

TABLEAU X .- Tentatives de croisements chez C. jacea L. :

A, entre variétés diploïdes; B, entre variétés tétraploïdes; entre variétés diploïdes et variétés tétraploïdes. Les croisements ont été réalisés entre les taxons suivants :
- diploïdea : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. diploïdea Guin., diploïde,
- bracteata : " " var. bracteata Scop., diploïde,
- pannonica : " " var. pannonica Heuff., tétraploïde,
- canescens : C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. canescens de Not., tétraploïde,
- genuina : " " var. genuina Wimm. et Grab., tétraploïde.

Essais de croisements entre les variétés suivantes		Croisements				Fertilité de la F_I		
Parent ♀	Parent ♂	Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	% de fécondité b/a	% de germination	Nbre de fleurs pollinisées : a'	Nbre d'akènes obtenus b'	% de fécondité b'/a'
A. diploïdea 2x (pop. II4I)	bracteata 2x (pop. II59)	I36	24	I7,6	29,I	I025	4I	4,0
bracteata 2x (pop. II59)	diploïdea 2x (pop. II4I)	I20	73	60,8	43,8	5I3I	235	4,5
B. canescens 4x (pop. IIII)	genuina 4x (pop. II39)	284	32	I?,2	I2,5	900	I34	I4,9
genuina 4x (pop. II39)	canescens 4x (pop. IIII)	270	34	I2,6	39,I	I740	282	I6,2
canescens 4x (pop. IIII)	pannonica 4x (pop. II96)	252	62	24,6	27,4	I449	637	43,9
pannonica 4x (pop. II96)	canescens 4x (pop. IIII)	29I	44	I5,I	6,8	4I4	99	23,9
genuina 4x (pop. II39)	pannonica 4x (pop. II96)	236	56	23,7	I0	958	436	45,5
pannonica 4x (pop. II96)	genuina 4x (pop. II39)	225	92	40,8	28	924	44I	47,7

C. diploïdea 2x (pop. II4I)	canescens 4x (pop. IIII)	3I6	42	7,5	0	pas de F_I		
canescens 4x (pop. IIII)	diploïdea 2x (pop. II4I)	544	0	0		pas de F_I		
bracteata 2x (pop. I034)	genuina 4x (pop. I025)	679	86	I2,6	26,7	966	3I	3,2
genuina 4x (pop. I025)	bracteata 2x (pop. I034)	437	40	9,I	90	62I	38	6,I
diploïdea 2x (pop. II4I)	pannonica 4x (pop. II96)	570	2	0,3	0	pas de F_I		
pannonica 4x (pop. II96)	diploïdea 2x (pop. II4I)	3II	5	I,6	0	pas de F_I		
diploïdea 2x (pop. II4I)	genuina 4x (pop. II39)	485	0	0		pas de F_I		
genuina 4x (pop. II39)	diploïdea 2x (pop. II4I)	424	0	0		pas de F_I		
bracteata 2x (pop. II59)	canescens 4x (pop. IIII)	270	50	I8,5	4	435	30	6,9
canescens 4x (pop. IIII)	bracteata 2x (pop. II59)	480	0	0		pas de F_I		
bracteata 2x (pop. II59)	pannonica 4x (pop. II96)	248	I0	4,I	20	3I4	22	7,0
pannonica 4x (pop. II96)	bracteata 2x (pop. II59)	300	I6	5,3	6,2	50I	33	6,5


2
A
1025
1222
1187
1209
genuina
1139
1081
1222
615
1230
1199
1215
1159
1034
bracteata
1195
1111
1182
1109
canescens
1185
1178
1194
1225
1037
1204
1240
1013
1223
1141
1043
diploidea
1203
1196
pannonica
1220
1200

forme des capitules fermés (caractère n°28)	étroit	intermédiaire	globuleux
	$l/L \leqslant 0{,}75$	$0{,}75 < l/L < 1$	$l/L \geqslant 1$
	● ■	● ■	● ■

cytologie (caractère n° 47)	diploïdes	tétraploïdes	triploïdes
	●	■	▲

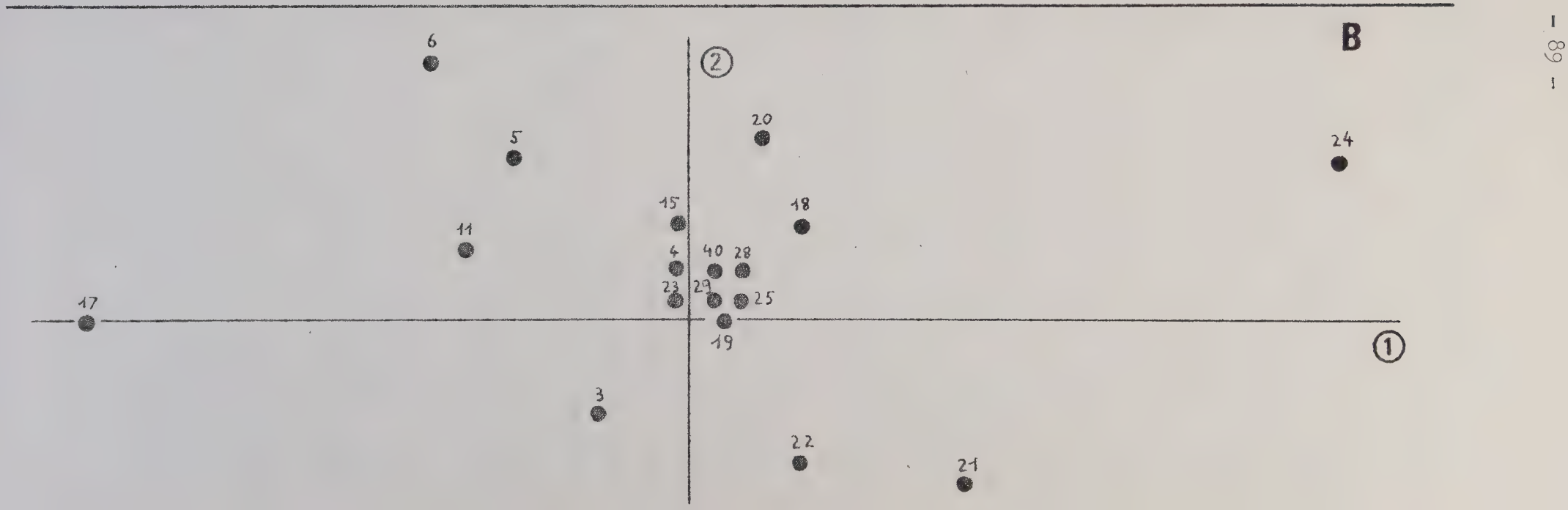
pondances avec les axes M_1 et M_2 pour les populations du C.Jace

A - Diagramme synthétique pour les populations, résumant les ré sultats morphologiques (par analyse factorielle des corresp dances), caryologiques, phytosociologiques et génétiques (expér ences de croisement) : seules ont été figurées les expériences q ont donné des résultats positifs, le sens de la flèche indiquan le sens du croisement réalisé). Les nombres indiquent les diff rentes populations (voir page 225).

B - Diagramme des caractères : les nombres indiquent les caract res utilisés dans le calcul, ce sont tous des caractères qu titatifs. Pour la signification des nombres, voir pages 67 et

Nota : Les caractères phytosociologiques et cytologiques n'ont été inclus dans le calcul.

groupement phytosociologique	Aphyllanthion (caractère n°48)	Arrhenatherion (caractère n°50)	Bromion (caractère n°49)	Bromion - Molinion (caractère n°52)	Deschampsion (caractère n°51)
	● ■	● ■	● ■	● ■	● ■



peut être expliquée que par la fécondation d'une oosphère non réduite à 49 chromosomes par un gamète mâle normalement réduit à 21 chromosomes.

Dans le cas des C. jacea L. diploïdes que nous avons croisés, cette hypothèse est très vraisemblable puisque du point de vue morphologique le descendant triploïde que nous avons obtenu est beaucoup plus proche du parent ♀ que du ♂ (Fig. 44).

Pour expliquer la descendance tétraploïde à partir du croisement de deux parents diploïdes, il faudrait supposer que la fécondation a eu lieu entre un gamète femelle et un gamète mâle non réduits tous les deux. A. et G. MUNTZING (1945) disent, au cours d'une discussion suivant l'analyse de croisements sur Potentilla argentea L., que "F_1 plants were found to represent the union of two reduced gametes, two unreduced ones or one reduced and one unreduced gamete." Ce schéma correspond exactement à la diversité de la descendance que nous avons obtenue en croisant deux plantes diploïdes du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli.

Si, d'autre part, on considère la fertilité des hybrides F_1, on constate que les descendants tétraploïdes sont, de loin, les plus fertiles : on pourrait donc concevoir que, dans la nature, après croisement entre de telles populations diploïdes, il y ait apparition de descendants tétraploïdes qui, peu à peu, supplanteraient leurs parents diploïdes. T. DOBZHANSKY (1952) propose pour caractériser ce phénomène le terme d' "euheterosis balanced" dans le cas où une nouvelle combinaison génique permet une plus grande valeur adaptative chez les hétérozygotes par comparaison avec celle des homozygotes dont ils sont issus.

Or, nous avons récolté des populations tétraploïdes dans le Var : celle de la Sainte Baume (population n° 1240), que nous avions cité plus haut, et celle de Trets (population n° 1204). Ces populations sont morphologiquement identiques aux populations diploïdes dont nous venons de parler ; l'analyse factorielle des correspondances (Fig. 43, A) et les métroglyphes (Fig. 45) montrent qu'elles sont extrêmement proches des diploïdes. D'autre part, le diagramme de la population de la Sainte Baume se superpose exactement à celui des hybrides F_1 obtenu par croisement expérimental.

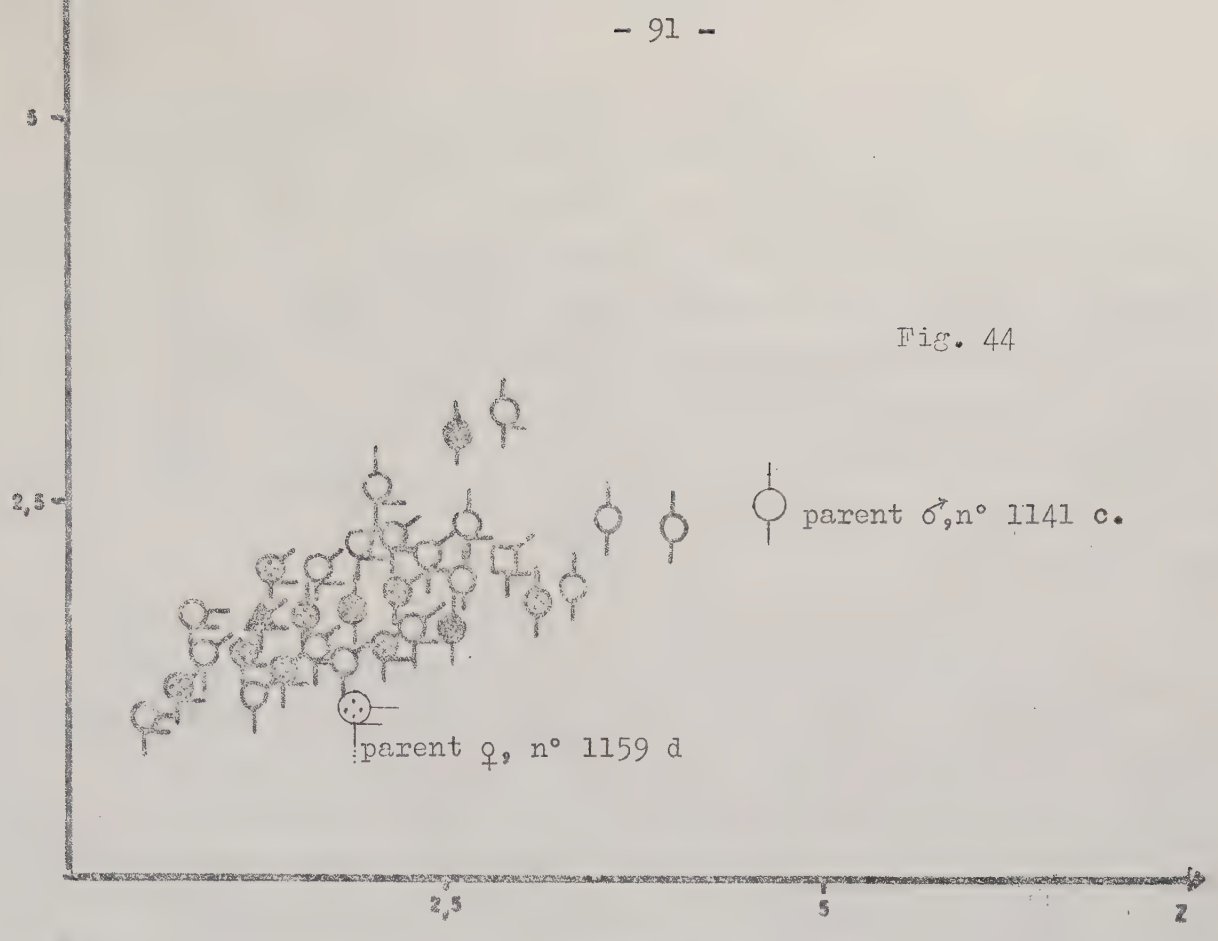


Fig. 44

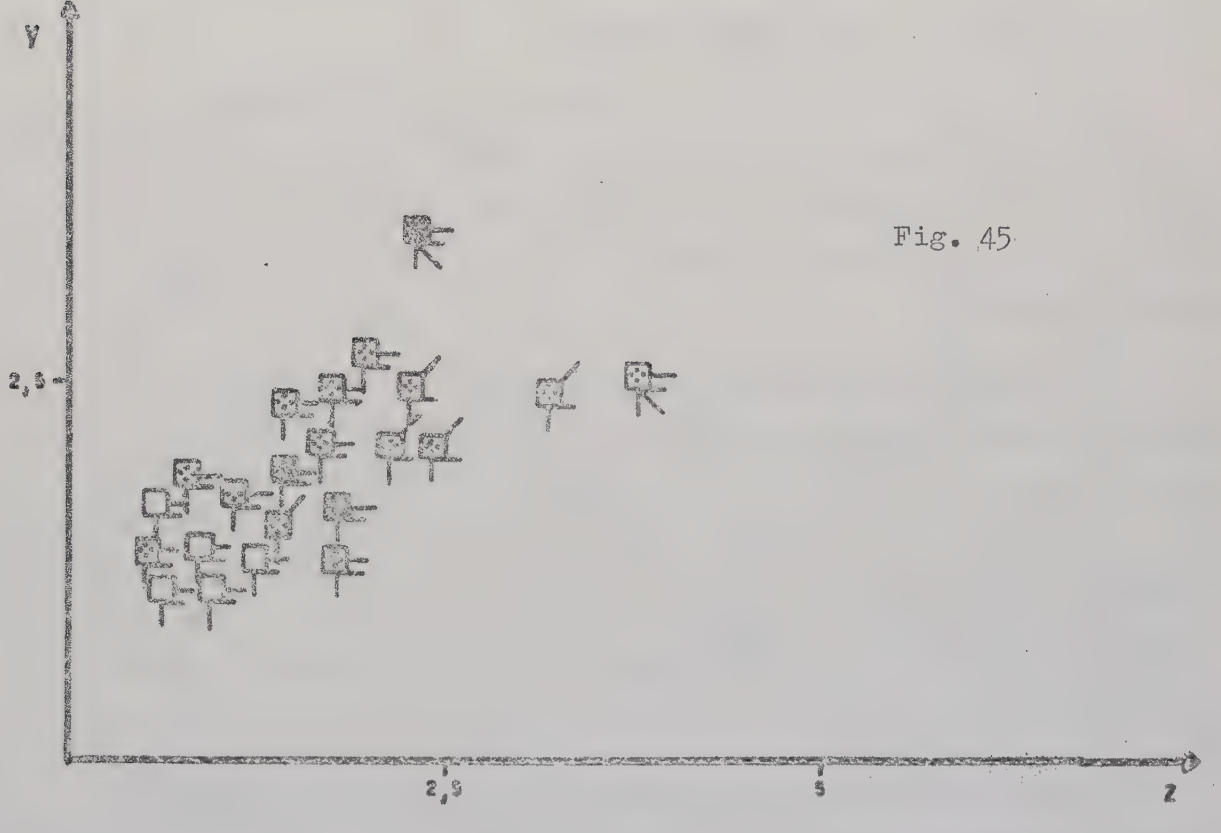


Fig. 45

Fig. 44 - Métroglyphe de la descendance F_1 du croisement réalisé entre deux populations diploïdes (n° 1159 de Sondrio, Italie et 1141 du Pic Baudon, A.-M.). On remarque que les descendants triploïde et tétraploïde ne se distinguent pas, morphologiquement, des hybrides diploïdes.

Fig. 45 - Métroglyphe de la population tétraploïde de la Sainte Baume, Var (population n° 1240)

Remarque : voir la légende des symboles sur la figure 40, page 78.

Enfin, nous avons comparé la population tétraploïde de la Sainte Baume à une descendance autotétraploïde expérimentale. Nous avons obtenu les autotétraploïdes en traitant par la pommade à la colchicine (voir p. 6) de jeunes rosettes d'une population diploïde (population n° 1043). Les autotétraploïdes sont stériles et l'examen de leurs méioses polliniques montre qu'il y a formation de tétravalents en métaphase I et production de microspores en télophase II (Fig. 46, A,B). Au contraire, les allotétraploïdes expérimentaux, obtenus par croisement entre deux individus diploïdes, sont fertiles et ont des méioses normales .

Il semble donc que la population de la Sainte Baume soit d'origine allopolyploïde, les populations parentales étant deux populations diploïdes. D'ailleurs, le Deschampsietum mediae Br.-Bl.& Pawl. (1931), groupement dans lequel se trouve cette population tétraploïde, a été longtemps classé dans l'Aphyllanthion avant d'être rattaché au Deschampsion mediae Br.-Bl. (1947)1952 . Il n'est donc pas étonnant d'y retrouver un cytotype dérivé de celui que nous avions remarqué dans l'Aphyllanthion.

Le problème de la population tétraploïde des Cévennes (n° 1215) paraît plus complexe : en effet, aussi bien par analyse factorielle des correspondances (Fig. 43) que par métroglyphes (Fig. 47), cette population ne peut être rattachée à l'un des cytotypes diploïdes.

J. BRIQUET (1931) décrit dans les Alpes-Maritimes deux variétés du ssp. angustifolia Gremli. Il semble, dans l'état actuel de nos connaissances, que nous puissions garder cette distinction. On pourrait y inclure, d'ailleurs, le C. Weldeniana Rchb. de Yougoslavie (population n° 639) leg. LOVRIC qui est aussi diploïde. Il serait souhaitable de faire une étude biométrique de ce dernier taxon, afin de pouvoir le comparer au reste du groupe diploïde.

Les restrictions d'hybridation entre les taxons diploïdes seraient dues à un isolement écologique, conséquence vraisemblable d'une différenciation interne d'origine génique : il ne semble pas qu'elle soit parvenue à une spéciation. Ces résultats confirment les intuitions que J. BRIQUET (1931) avait eues en disant : "il n'y a pas là deux races géographiquement reconnaissables, mais plutôt un très grand nombre de lignées caractérisées par des nuances

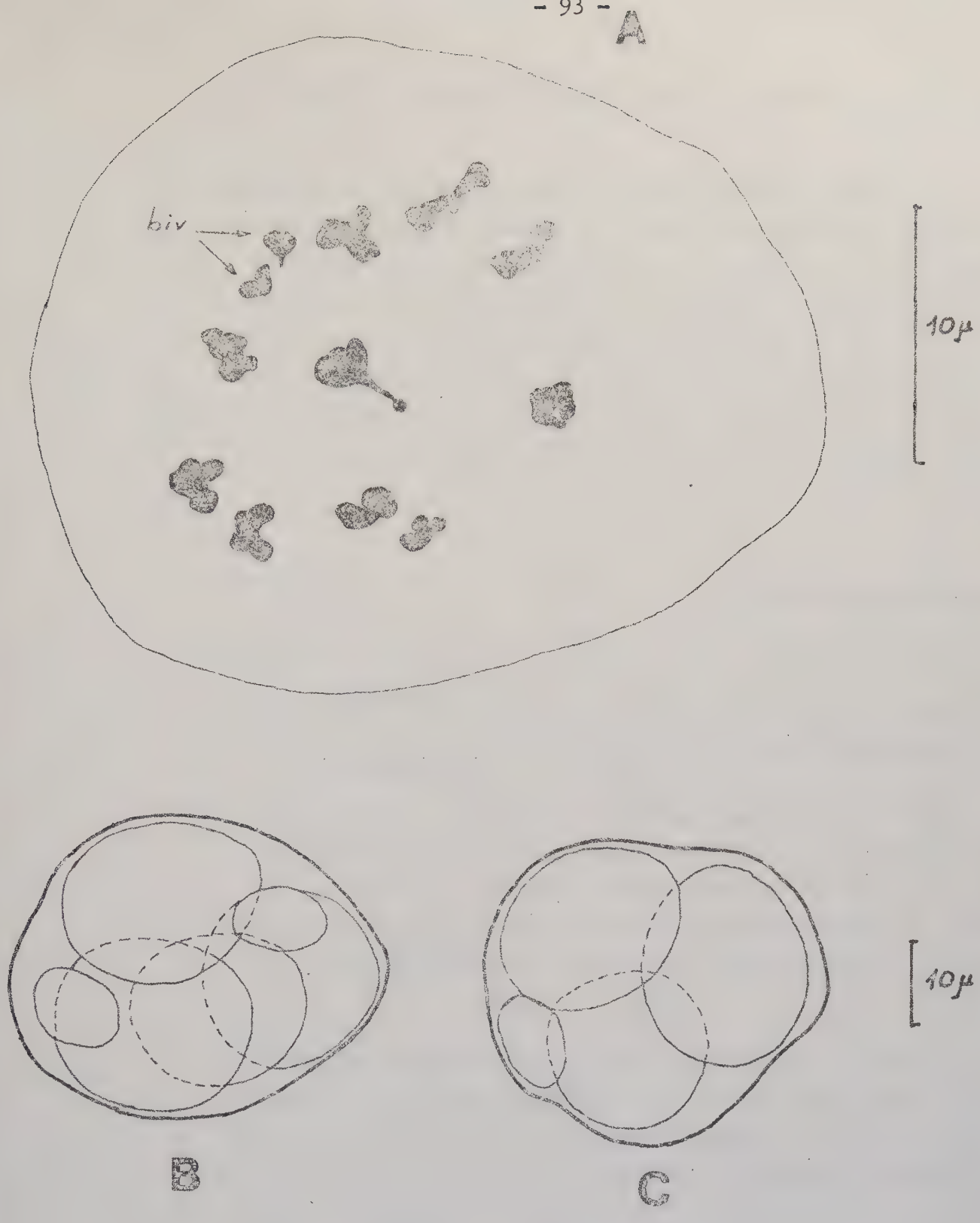


Fig. 46 - Méioses polliniques d'un autotétraploïde expérimental, obtenu par traitement à la colchicine d'un individu diploïde : A., métaphase I montrant 2 bivalents et 10 tétravalents B. et C., microspores irrégulières.

insaisissables et souvent effacées par des variations locales et individuelles".

De faibles possibilités d'hybridations, liées au phénomène de l'apomixie représentent un avantage certain des taxons diploïdes du point de vue évolutif, par leur possibilité de créer des hybrides tétraploïdes fertiles. Cette situation a été commentée par M. WALTERS et D. BRIGGS (1969) quand ils disent : "lorsque le milieu est instable et que l'espèce a besoin d'une grande réserve de variabilité pour survivre, un isolement génétique partiel mais toujours incomplet, à l'égard d'une ou plusieurs autres espèces, peut être la solution idéale."

B - POPULATIONS TETRAPLOIDES

Les tétraploïdes sont représentés par trois sortes de populations en France : les unes sont liées à l'Aphyllanthion comme le cytotype diploïde, les secondes au Molinion et les troisièmes à des groupements amendés tels que ceux de l'Arrhenatherion.

a) Le cytotype que l'on trouve dans des groupements de l'Aphyllanthion est, de la même façon que le cytotype diploïde, présent seulement dans le Sud-est de la France. Son aire de répartition est cependant moins restreinte que la précédente et tend à remonter vers le Nord dans les Alpes du Dauphiné, l'Ardèche... (Fig. 38).

En fait, si on retrouve les deux cytotypes dans la même alliance, ils ne font pas partie des mêmes associations végétales. En effet, au sein de l'Aphyllanthion, le cytotype diploïde paraît lié au Staehelineto-Galietum purpurei Guin. (M. GUINOCHET et A. LOGEOIS, 1962). Au contraire, le cytotype tétraploïde semblerait lié à l'Ononido-Carlinetum acanthifolii Guinochet ass. inédite, groupement moins thermophile que le précédent. La seconde association s'installe sur des sols plus marneux que ceux de la première.

Morphologiquement, ces deux cytotypes diffèrent essentiellement par un caractère : le cytotype diploïde par ses feuilles caulinaires étroites peut être rapporté au ssp. angustifolia Gremli ; par contre, le tétraploïde présente des feuilles caulinaires larges (population n°1111, Fig. 28), les plus larges connues chez

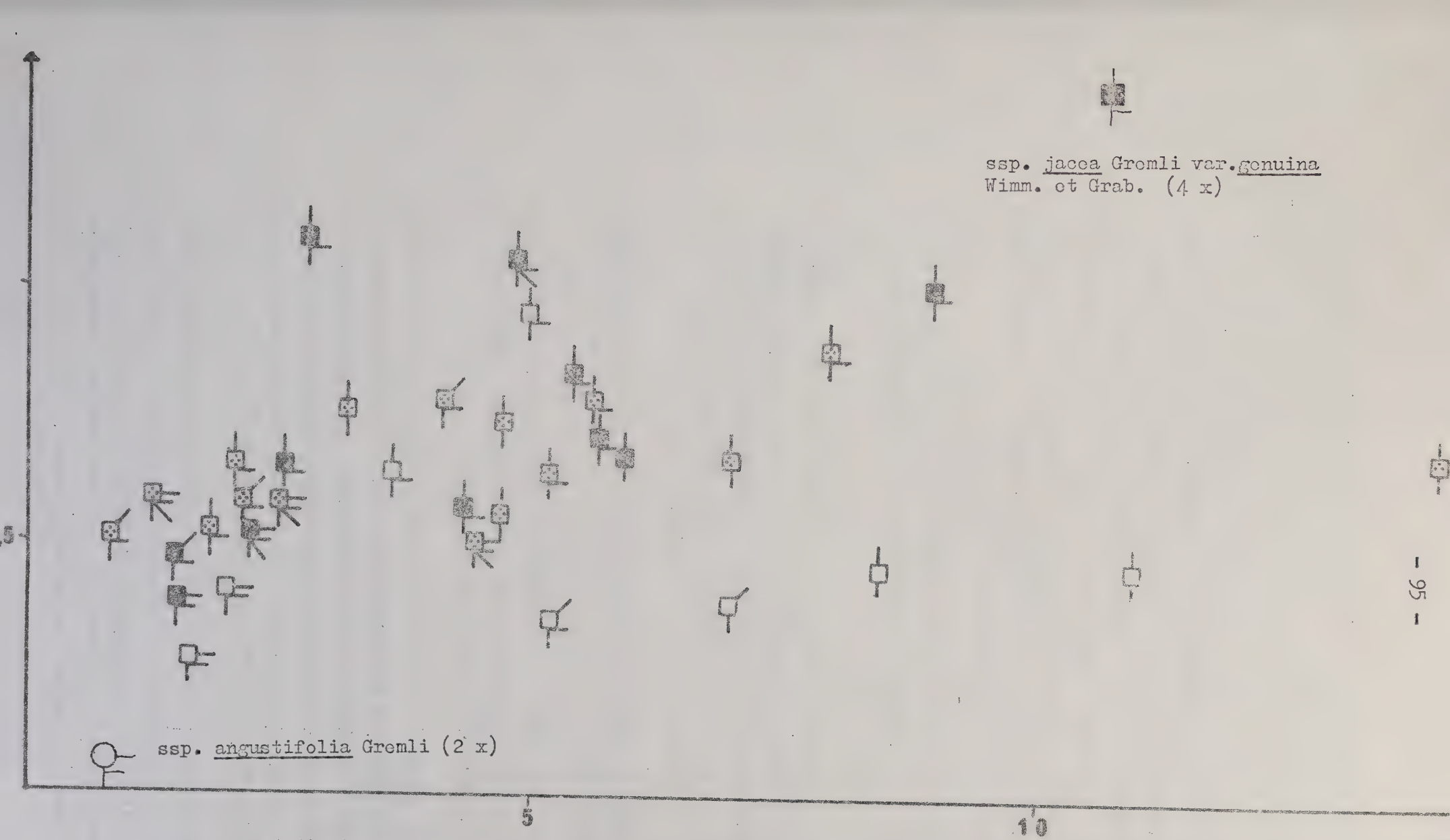


Fig. 47 - Métroglyphe pour une population du C. jacea L. tétraploïde (pop. n° 1215 de l'Hospitalet, Corniche des Cévennes, Lozère). Cette population paraît être un intermédiaire entre le ssp. angustifolia Gremli diploïde et le ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. tétraploïde. Voir la légende des symboles sur la figure 40, page 78).

C. jacea L., permettant de le rattacher au ssp. jacea Gremli. Pourtant, si l'on tient compte de l'ensemble des caractères morphologiques, il semblerait que ce taxon soit plus proche du cytotype diploïde que de tout autre taxon : en effet, des métroglyphes (Fig. 48) faisant intervenir des caractères végétatifs montrent qu'à part la taille des feuilles caulinaires, les caractères de port, de ramification sont voisins de ceux du cytotype diploïde. Par ailleurs, l'analyse factorielle des correspondances (Fig. 43) place les populations de ce taxon très près du cytotype diploïde, en particulier à cause de caractères floraux (appendices orbiculaires, floraison automnale...) et de caractères végétatifs tels que la pilosité (poils longs sétiformes, poils glanduleux, etc...).

Enfin, des essais de croisement entre ce taxon et le cytotype diploïde de l'Aphyllanthion n'ont pas donné de descendance (Tableau X, C, page 87).

Or, J. BRIQUET (1902, 1931) distingue dans le ssp. jacea Gremli et en position intermédiaire entre le ssp. jacea Gremli et le ssp. angustifolia Gremli une variété canescens de Not. dont il dit : "tient le milieu entre amara (= ssp. angustifolia Gremli) et vulgaris (= ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.)".

Il semble logique de rapporter les populations tétraploïdes de l'Aphyllanthion à ce taxon, dont notre conception est cependant différente de celle de J. BRIQUET puisque, d'après les caractères morphologiques que nous avons étudiés, il semble qu'il soit beaucoup plus proche du ssp. angustifolia Gremli que du ssp. jacea Gremli dans lequel J. BRIQUET l'avait placé.

b) C. jacea L. tétraploïde vivant dans des groupements faisant partie du Molinion W. Koch (1926) a une répartition beaucoup plus vaste que le précédent ; J. ARENES (1957) considère ce taxon comme médio-européen. Nous ne l'avons récolté que dans l'est de la France : en Alsace, dans le Jura et peut-être dans le Dauphiné pour des formes intermédiaires avec le taxon suivant (Fig. 38).

Généralement ce taxon se trouve dans des groupements végétaux où l'on note parfois une influence d'associations plus sèches telles que celles des Mesobromion, mais toujours dans des localités où une inondation du sol, temporaire, alterne avec un dessèchement de celui-ci, surtout pendant la période estivale.

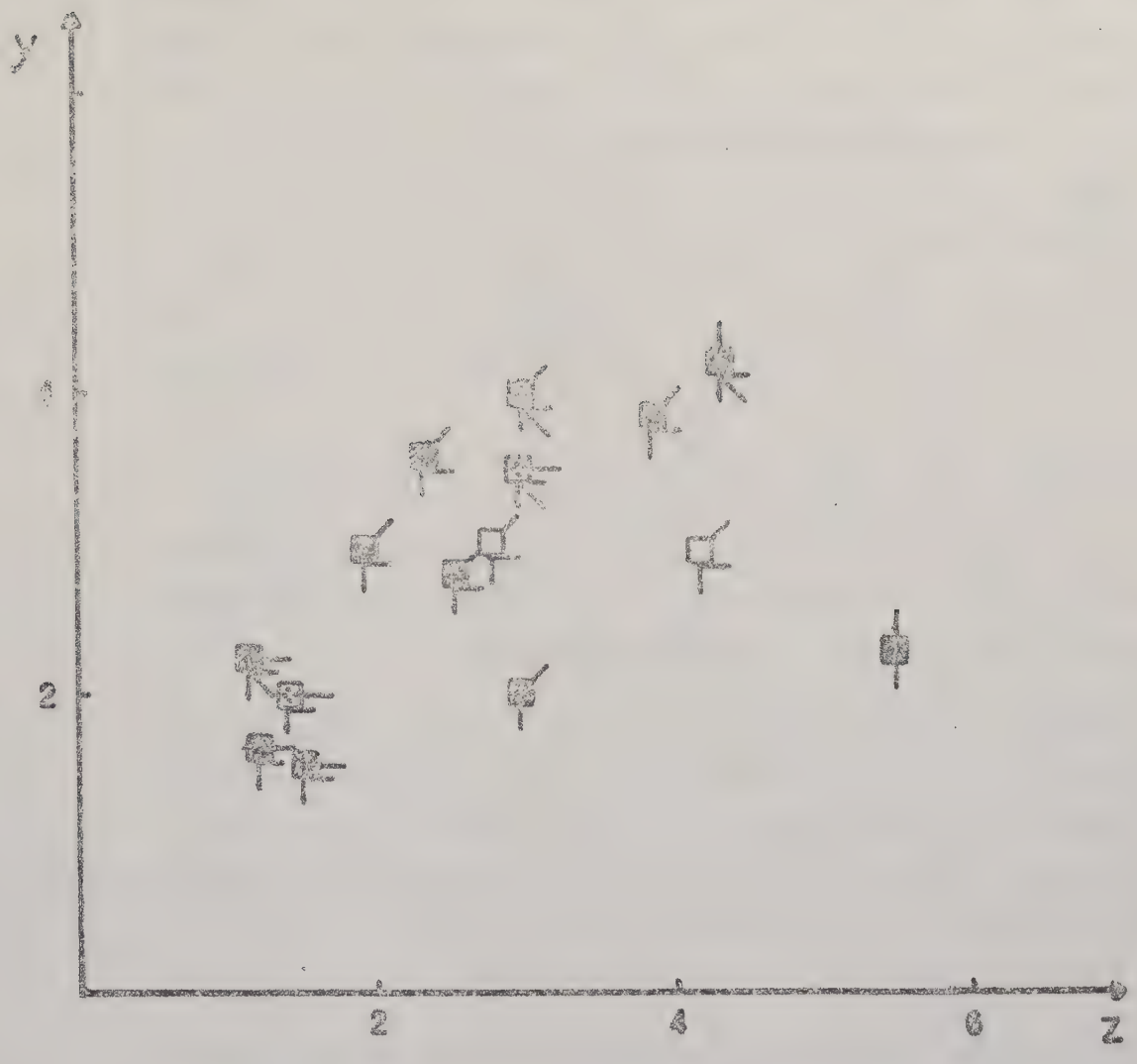


Fig. 48 - Métroglyphe d'une population tétraploïde (n° 1111) du C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. canescens de Not.
(Voir la légende des symboles sur la figure 40, page 78).

c) Les populations de C. jacea L. présentes dans le Mesobromion(Br.-Bl. et Moor,1938) Oberdorfer(1949) ont une aire de répartition géographique extrêmement vaste, couvrant toute l'Europe de l'Atlantique à la Sibérie, tout en étant très bien représentées dans la région méditerranéenne. On peut aussi quelquefois trouver ce cytotype dans des prairies de l'Arrhenatherion elatioris Br.-Bl. (1925), ce qui n'est pas étonnant puisque ce groupement est fréquemment en contact avec ceux du Mesobromion dont il dérive souvent par fumure. L'extention de ce cytotype est anthropophile, car on le trouve le plus souvent dans des groupements semi-naturels créés en partie par l'action de l'homme : fumure et amendement sur sol riche et alluvionnaire.

Du point de vue morphologique, ce dernier cytotype possède des feuilles caulinaires larges, ce qui permet de le rapporter aisément au ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. Au contraire, le cytotype précédent possédait des feuilles caulinaires étroites et faisait donc partie du ssp. angustifolia Gremli.

En fait, les choses ne sont pas si simples car, comme le montre le diagramme de la population 1215 (Fig. 47), il peut y avoir coexistence dans une même population de formes à feuilles larges et d'autres à feuilles étroites. Il serait donc préférable, ainsi que nous l'avons déjà vu page 43 d'éviter de différencier les taxons tétraploïdes par la largeur des feuilles caulinaires.

Or, l'analyse factorielle des correspondances met en évidence que ces populations diffèrent essentiellement par des caractères de ramification (caractères n° 4, 5 et 6) ainsi que par des caractères de pilosité (en particulier la présence de poils sétiformes, caractères n° 21 et 22). La distinction entre les deux taxons s'effectue alors de la manière suivante :

Groupement phytosociologique :	Molinion	Mesobromion
taille générale h (caract. 3)	supre.à 50 cm.	infre.à 50 cm.
longueur des rameaux a et b (4)	b = a ou à peine $>$ a	b $>$ a
portion de tige ramifiée y (5)	y $<$ 4,5	y $>$ 4,5
densité de ramification z (6)	très dense	peu dense
pilosité (caract. 22)	nombreux poils courts sétiformes (feuilles blanchâtres)	très peu de poils courts sétiformes (feuilles vertes)

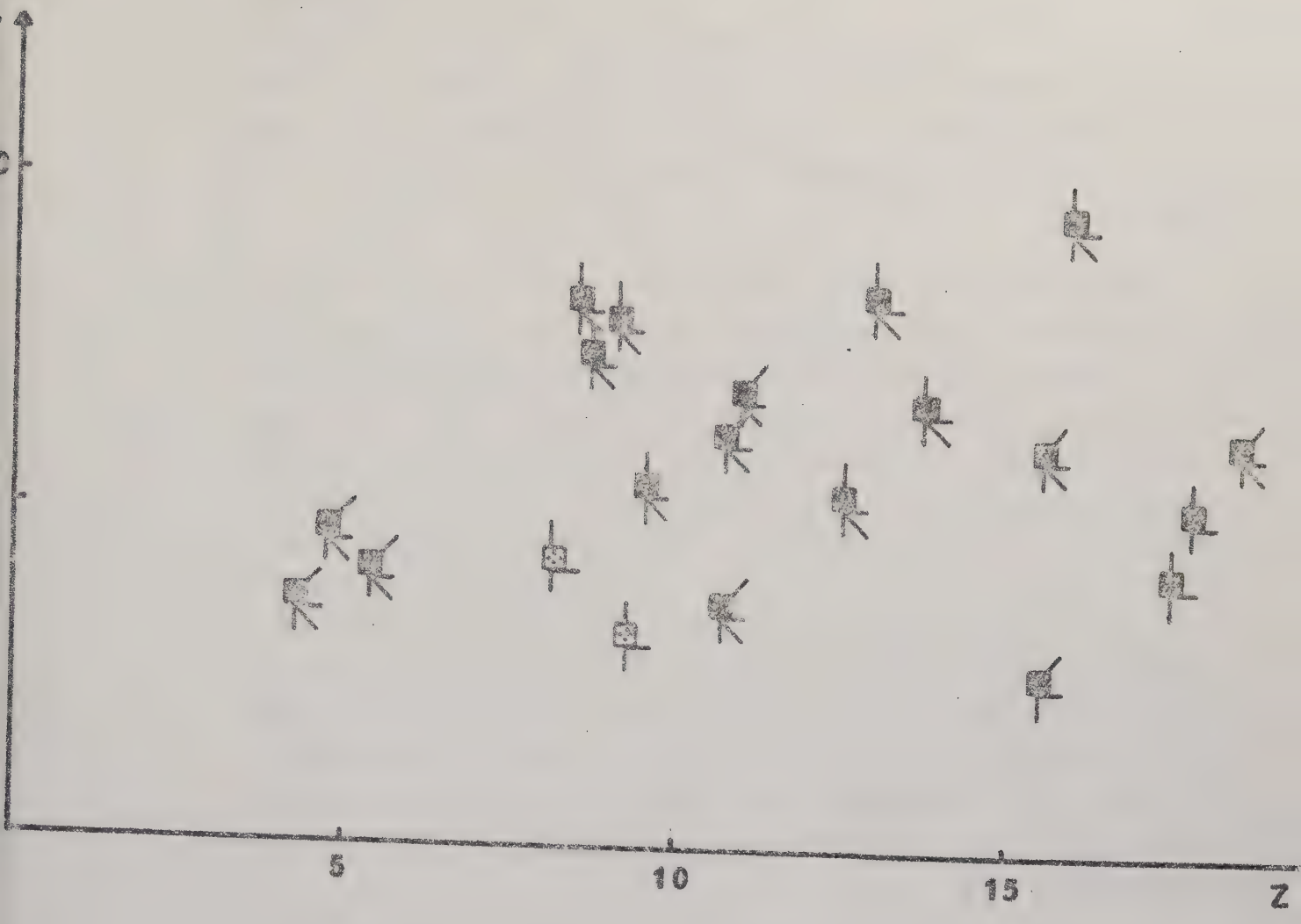


Fig. 49 - Métroglyphe d'une population tétraploïde (n° 1139) du C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. Voir la légende des symboles sur la figure 40, page 78. Remarquer que l'échelle des caractères Y et Z a été réduite de moitié par rapport à celle des autres métroglyphes, en raison de la mise en page.

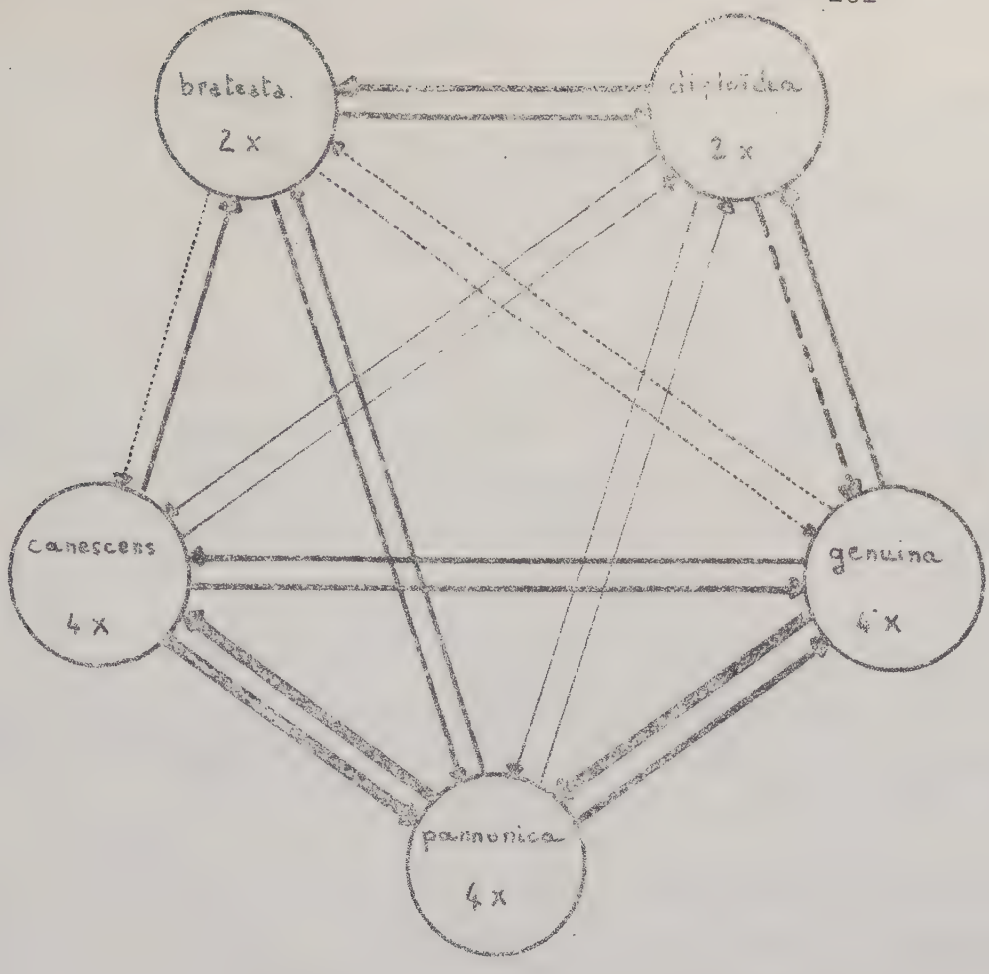
En conclusion de tous ces caractères, il semble que l'on puisse rattacher les plantes récoltées dans le Molinion au var. pannonica Heuff. et celles du Mesobromion au var. genuina Wimm. et Grab. S'il n'y a pas de problème pour le var. genuina largement répandu en France et dans l'Europe du Nord, il n'en est pas de même pour le var. pannonica qui ne semble pas représenté en France, tout au moins dans sa forme typique.

En effet, A. von HAYEK (1918) donne la répartition géographique suivante pour le var. pannonica Heuff. : "largement répandu dans toute la Hongrie et la péninsule balkanique jusqu'au pied des Carpathes, plus loin le long de la bordure orientale des Alpes à travers la basse Autriche, Steiermark, Carniolie et au nord des Alpes par places, jusqu'en Bavière où elle est très étendue, et dans des formes voisines et de nombreuses transitions jusque dans les régions rhénanes." Il indique, plus à l'ouest, le var. approximata Gren. dont il donne aussi la répartition géographique : "très étendu au sud-ouest de l'Allemagne (Alsace, Provinces du Rhin et de Bade), en Suisse et en Bavière". G. ROUY (1905) la situe en France, dans l'est et le Centre. A. von HAYEK (1918) fait la distinction entre les deux taxons par le fait que C. approximata Gren. possède des feuilles de la rosette pennatilobées, tandis que chez C. pannonica Heuff. ces feuilles sont entières.

Nous avons récolté des plantes de ces populations en Alsace (pop. n° 1196), dans l'Isère (pop. n° 1220), dans le Dauphiné (pop. n° 1200), en Haute-Marne (pop. n° 615). Quelques individus des populations 1196 et 1220 ont des feuilles lobées ; dans les deux autres populations, tous les individus sont à feuilles entières. Il semble donc que les taxons que nous avons récoltés dans le Molinion puissent être rapportés au C. Pannonica Heuff., bien que certains individus paraissent faire la transition vers le C. approximata Gren.

Nous avons, par ailleurs, effectué des essais de croisements entre les trois sortes de taxons tétraploïdes. Or, ce sont les croisements qui font intervenir les taxons genuina et pannonica qui donnent le plus de descendants (C. GARDOU, 1967 b.). Les hybrides F_1 sont fertiles, ce qui nous a permis d'obtenir une F_2 nombreuse (Fig. 50).

Comme, d'autre part, les trois taxons étudiés ont des aires de répartition géographique sympatriques et que parmi eux, seul, le var. canescens de Not. possède une aire extrêmement réduite, on peut considérer qu'il n'existe pas de barrières géographiques entre eux



parent mâle ——→ parent femelle

..... Essais de croisements sans succès

——— Seulement quelques hybrides occasionnels (Ex. graines pas germées)

– – – – Quelques restrictions dans la compatibilité (F1 mais pas F2)

——— Pas de restrictions dans la compatibilité (F1 et F2). La largeur du trait est fonction de la fertilité en F1.

Fig. 50 – Essais de croisements entre les taxons infraspécifiques du C. jacea L. sensu-stricto :
- ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. et var. diploïdea Guin.(2 x)
- ssp. angustifolia Gremli var. pannonica Heuff. (4 x)
- ssp. jacea Gremli var. canescens de Not. et var. genuina Wimm. et Grab. (4 x).

(Fig. 51, d'après J. ARENES, 1957). Il y a donc un brassage de gènes continu dans le complexe tétraploïde du C. jacea L. avec, cependant, une légère restriction au sujet du var. canescens de Not. dont l'aire est plus réduite et qui se croise moins bien avec les deux autres.

Ces échanges plus aisés au niveau polyploïde qu'au niveau diploïde sont comparables à ce que l'on observe dans de nombreux autres taxons. Ainsi, F. EHRENDORFER (1959) souligne à propos du genre Achillea L. que "l'hybridation et la rupture des barrières d'isolement deviennent de plus en plus importantes au fur et à mesure que le niveau de ploïdie est plus élevé."

Si donc il existe des barrières d'isolement au niveau diploïde chez C. jacea L., celles-ci disparaissent à peu près totalement au niveau tétraploïde, ce qui explique pourquoi il est si difficile d'identifier certains taxons infraspécifiques tétraploïdes.

Comment alors expliquer qu'il reste encore des populations tétraploïdes bien caractérisées du point de vue morphologique? Ces populations font partie de groupements végétaux tels que le Molinion Koch pour C. pannonica (Heuff.) Hayek et le Mesobromion Br.-Bl. et Moor. pour C. genuina Wimm. et Grab. Or, ces groupements peuvent être transformés par adjonction de fumure en groupements plus ou moins anthropophiles de l'Arrhenatherion Br.-Bl. La plupart des cas morphologiques incertains ou difficiles du C. jacea L. ont été récoltés dans des groupements de ce dernier type. Il semble donc qu'une spécialisation écologique dans des groupements végétaux différents permette de maintenir un isolement des taxons tétraploïdes du C. jacea L. La rupture de cet isolement, à l'origine de nombreux hybrides, est vraisemblablement liée à l'intervention humaine. Un cas comparable a été étudié par W. GAJEWSKI (1959) chez des hybrides de Geum rivale L. et de Geum urbanum L.

En conséquence, il y a donc chez C. jacea L. une moins bonne corrélation entre groupement phytosociologique et type morphologique au niveau tétraploïde qu'au niveau diploïde. Par ailleurs, la variabilité morphologique des taxons tétraploïdes (Fig. 47 et 49) et leur grande facilité d'hybridation montrent que ce sont des taxons récents et vraisemblablement d'origine allopolyploïde. L'allopolyploïdie, en effet, favorise la création de nouveaux génotypes recombinés, ce qui est un gage de succès dans une conquête possible de nouveaux habitats : elle explique la large répartition géographique des taxons tétraploïdes du C. jacea L.

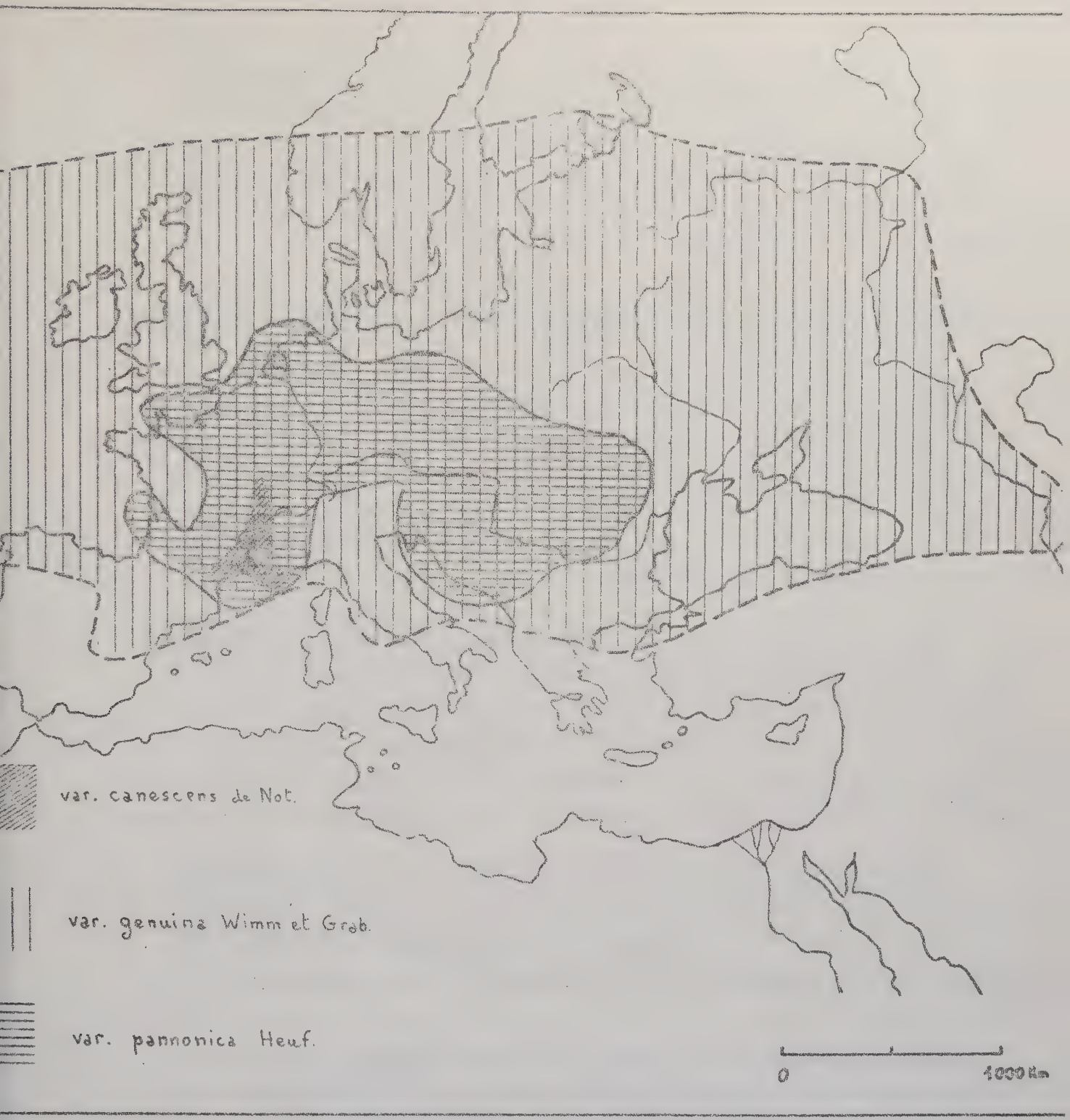


Fig. 51 – Aires de répartition géographique de trois taxons tétraploïdes du C. jacea L. : ssp. angustifolia Gremli var. pannonica (Heuff. Hayek, ssp. jacea Gremli var. canescens de Not. et var. genuina Wimm. et Grab. (d'après J. ARENES, 1957).

Par contre, il semble qu'au niveau diploïde les C. jacea L. soient étroitement rattachés à un groupement phytosociologique déterminé. Dans ce cas, types morphologique et cytologique correspondent à un groupement donné, ce qui laisse supposer un matériel génétique stable et sujet à peu de variation, même s'il a subi un début de différenciation.

C - RELATIONS ENTRE DIPLOÏDES ET TETRAPLOÏDES. - LE PROBLEME DE L'APOMIXIE.

Les cytotypes diploïdes, nous l'avons vu, sont assez bien circonscrits du point de vue morphologique. Cependant, il existe toute une série de formes critiques établissant le passage vers les formes tétraploïdes. Nous avons donc tenté des croisements entre individus de ces deux niveaux de ploïdie (C. GARDOU, 1967 b.), chacune des trois variétés tétraploïdes ayant été croisée avec chacune des deux variétés diploïdes et vice-versa (Tableau X, C, page 87).

Pour un certain nombre de ces croisements, les barrières d'isolement sont telles qu'aucune fécondation n'a lieu régulièrement, la formation des akènes est aléatoire, ou la germination des akènes obtenus est nulle. Ce sont les croisements var. genuina X var. diploïdea et l'inverse, var. canescens X var. bracteata, var. canescens X var. diploïdea et l'inverse et var. pannonica X var. diploïdea et l'inverse.

Enfin, une dernière sorte de croisements a donné une descendance F_1 qui, si elle n'était pas très nombreuse, était néanmoins fertile. Il s'agit des croisements var. genuina X var. bracteata et l'inverse, var. bracteata X var. canescens et var. bracteata X var. pannonica et l'inverse.

Dans le croisement var. genuina X var. bracteata, nous avons utilisé comme parent ♀ des individus de la population tétraploïde n° 1025, provenant du Col de Turini. Nous avons castré 9 capitules, soit 437 fleurs que nous avons pollinisées avec du pollen récolté dans des populations diploïdes provenant soit de Peira Cava (n° 1034), soit du Col de Braus (n° 1195). Nous avons obtenu 40 akènes qui ont germé à 90%. La descendance est tétraploïde et morphologiquement semblable aux parents maternels. Etant donné le nombre de chromosomes des deux parents, il pourrait s'agir soit d'autofécondations, soit de reproduction apomictique. Cependant, le var. genuina, utilisé comme parent ♀, est autoincompatible, ainsi que nous l'avons montré précédemment (cf. page 69), et le risque d'apport de pollen étranger est pratiquement nul puisque nous avons repris ces expériences plusieurs fois et plusieurs années

successives avec les mêmes résultats. Il est donc peu probable que les individus issus de ces croisements soient des hybrides ou le résultat d'autofécondations : on ne peut qu'envisager une reproduction apomictique.

Dans le croisement inverse, var. bracteata X var. genuina, nous avons utilisé comme parent ♀ des pieds diploïdes du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., originaires de Peira-Cava (population 1034), sur lesquels nous avions, soit effectué une castration mâle des fleurs, soit remarqué que toutes leurs étamines avaient avorté avant la maturation du pollen. Nous avons pollinisé ces fleurs avec du pollen récolté sur des C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab., provenant du Col de Turini (population 1025).

Nous avons ainsi croisé 8 capitules, soit 679 fleurs en tout, et obtenu 86 akènes ; sur ce lot, seulement 23 ont germé. Des comptages de chromosomes dans les mitoses de méristènes radiculaires de chacun des hybrides nous ont montré l'existence de deux pieds triploïdes à 2 n = 33 chromosomes (Fig. 52, D) et de 19 autres tétraploïdes à 2 n = 44 chromosomes (Fig. 52, A). Nous n'avons pas pu compter le nombre de chromosomes de deux autres germinations qui ont dépéri précocement. Normalement, toute la descendance aurait dû être triploïde ou, si la castration avait été défectueuse et incomplète, diploïde. La forte proportion d'individus tétraploïdes obtenue dans la descendance pose un problème que nous allons tenter de résoudre.

Tout d'abord, la faible proportion de pieds triploïdes obtenue par rapport aux pieds tétraploïdes (10,5%) pourrait s'expliquer par la létalité précoce des embryons triploïdes d'où le faible pourcentage de germinations enregistré (27%), alors que celui-ci est habituellement plus élevé. D'ailleurs, les deux individus triploïdes avaient des cotylédons fripés, difformes, jaunâtres et nettement plus petits que ceux des germinations correspondant aux hybrides tétraploïdes. Deux germinations présentant de telles anomalies n'ont pas survécu : on peut penser qu'elles étaient aussi triploïdes. Pour expliquer la présence des tétraploïdes dans cette descendance, nous ne pouvons qu'envisager une absence de méiose au moment de la formation du sac embryonnaire. De nombreux autres exemples sont connus dans l'ensemble du règne végétal : A. GUSTAFSON (1946-1947), G.L. STEBBINS (1941) et A. NYGREN (1954) ont fait successivement des mises au point très intéressantes sur ce sujet.

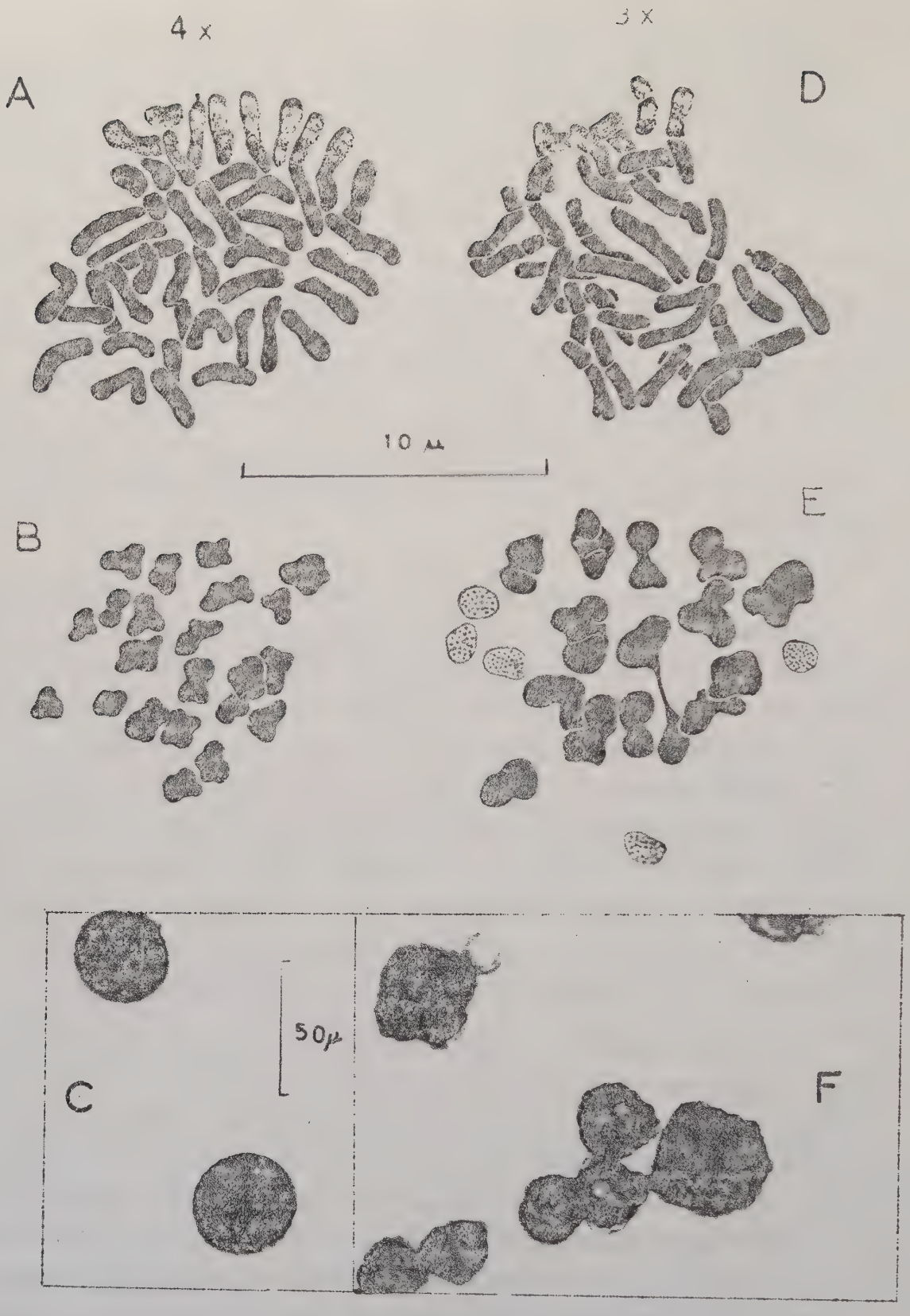


Fig. 52 - Mitoses et méioses polliniques chez un hybride tétraploïde (A, B, C) et chez un hybride triploïde (D, E, F), résultant du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (2 n = 22) et du C. jacea L. ssp. jacea L. var. genuina Wimm. et Grab. (2 n = 44).

- A et D, métaphases somatiques (écrasements de racine, colorés à l'orcéine)
- B et E, métaphases I de la méiose pollinique, coloration au carmin acétique (chez le triploïde E, les monovalents sont représentés en pointillés).
- C et F, pollen coloré à la safranine-glycérine.

Afin de confirmer ou d'infirmer ce fait, nous avons entrepris sur le parent ♀ une autre série d'observations : comme précédemment, nous avons utilisé, soit des capitules dont nous avions enlevé toutes les étamines, soit des capitules présentant une stérilité mâle. Nous avons ensuite couvert chacun de ces capitules par un sachet de papier cristal, sans avoir ajouté de pollen d'aucune sorte : nous avons ainsi obtenu des akènes à raison de 6 pour 420 fleurs (I,42%), akènes qui ont tous germé et donné des pieds fleuris, identiques au parent maternel et à 2 n = 22 chromosomes. Par ailleurs nous avons effectué des essais d'autofécondations sur les plantes de la même souche : la première année nous n'avons obtenu aucun akène pour II20 fleurs en expérience, l'année suivante nous avons obtenu un akène pour 580 fleurs (0,I7%), ce qui est une proportion extrêmement faible. Ces résultats permettent de penser à la possibilité d'un développement parthénogénétique occasionnel d'ovules non réduits, confirmant la conclusion des expériences précédentes. Bien entendu, des examens cytologiques du développement de l'ovule seraient utiles pour appuyer ces conclusions.

A. et G. MUNTZING (1945) et A. MUNTZING (1958) ont obtenu des résultats semblables en croisant une souche diploïde de Potentilla argentea L. par des tétraploïdes. Parmi la descendance, il y avait 12 tétraploïdes, 1 triploïde et 8 plantes diploïdes identiques au parent maternel. A. MUNTZING a aussi réalisé des croisements de la souche diploïde avec des hexaploïdes ; il conclut : "quand le parent mâle a le même nombre de chromosomes, seuls les sacs embryonnaires réduits produisent des graines viables. Quand le parent mâle est tétraploïde ou hexaploïde, toutes les graines formées proviennent pratiquement de la fécondation de sacs embryonnaires non réduits." F. EHRENDORFER (1959) observe le même phénomène en croisant des races diploïdes par des tétraploïdes chez Achillea : il n'obtient jamais de triploïdes, mais uniquement des tétraploïdes.

Afin de comparer le comportement cytologique des différents individus de la descendance F_1, nous avons étudié leurs méioses polliniques. Chez les triploïdes, les méioses sont très irrégulières et anormales, comme le laissait prévoir la constitution génomique de ces hybrides. L'examen de nombreuses méioses a montré, en effet, la présence presque constante de 5 monovalents et de 14 bivalents (Fig. 52, E). Ceci prouve que le coefficient d'asyndèse est moins important que ce qu'on pouvait supposer et suggère que, dans le génome provenant du parent ♀ , il doit exister au moins six chromosomes capables de s'apparier en méiose. De façon générale, les 5 monovalents émigrent

ensemble à l'un des pôles de la cellule mère en anaphase I, ce qui provoque une division II extrêmement irrégulière avec formation, en télophase II, de 2, 3, 5 et 6 microspores, rarement des tétrades. Par voie de conséquence, les grains de pollen formés sont de taille très variable (fig. 52 F) et leur examen cytologique montre qu'ils sont vraisemblablement stériles. Par contre, chez les hybrides tétraploïdes, les méioses sont normales avec, en métaphase I, la formation de 22 bivalents très nets (fig. 52 B), ce qui concorde avec la nature de leur garniture chromosomique formée de deux génomes d'origine paternelle et deux d'origine maternelle ; en conséquence, les grains de pollen sont normaux (fig. 52 C). Ces observations cytologiques sont d'ailleurs en accord avec la fertilité de toute la descendance : les triploïdes sont stériles, n'ont jamais donné d'akènes, alors que les tétraploïdes en ont donné de nombreux après croisement en retour.

On peut rapprocher cet exemple de celui que nous avions observé lors du croisement de deux souches diploïdes (cf. page 83 et suiv.) où, parmi les hybrides obtenus, il y a trois plantes tétraploïdes qui sont les plus fertiles de la descendance.

Il y aurait donc chez C. Jacea L. ssp. angustifolia Gremli diploïde de l'apomixie diplosporique. On peut considérer qu'elle est occasionnelle car, parmi tous les croisements qui ont été réalisés, tous n'ont pas donné lieu à l'observation de tels phénomènes.

D'autre part, si nous rapportons le nombre de descendants obtenus par apomixie au nombre de fleurs pollinisées lors des croisements, nous observons qu'il y a 2,8% d'oosphères non réduites qui donnent une descendance après fécondation dans le croisement bracteata X genuina. Il y en avait 3,3% lors du croisement des deux diploïdes bracteata X diploïdea. Ce pourcentage de descendants formés à partir d'oosphères non réduites est de I,42% lors des castrations témoins. Dans ce cas, les oosphères non réduites se développent sans fécondation : il y en a très peu (I,42%) ; par contre , lorsqu'il y a fécondation de telles oosphères, le nombre d'individus formés, vraisemblablement plus viable, est plus important (environ 3% chez les diploïdes).

Si l'on compare ce taux avec ceux que donne P. FRYXELL (1957), on constate que les C. Jacea L. diploïdes, apomictiques facultatifs , se placent dans la zone D (représentant les apomictiques

facultatifs) proche de la zone A (représentant les plantes à reproduction sexuée et auto-incompatibles) du triangle résumant le mode de reproduction de diverses plantes supérieures (Fig. 53). A. GUSTAFSSON (1946-1947) remarque d'ailleurs que la plupart des apomictiques sont à reproduction croisée lorsqu'ils sont sexuels et correspondent donc à la partie D du schéma de P. FRYXELL. Malheureusement, dans ce cas, les pourcentages de descendants apomictiques étant très difficiles à évaluer, la plupart des auteurs n'indiquent pas clairement ces pourcentages. Cependant, P. FRYXELL (1957) cite quelques taxons qu'il place dans le même secteur que celui que nous avons déterminé pour C. jacea L. : il s'agit, par exemple chez les Composées, de Coreopsis tinctoria Nuttal, Leontodon hispidus L. et Picris hieracioides, auto-incompatibles avec un très faible taux d'apomixie.

Un parallélisme établi avec d'autres genres de Composées apomictiques facultatifs semble indiquer que l'apomixie est plus importante au niveau polyploïde qu'au niveau diploïde. Des auteurs tels que A. GUSTAFSSON (1947), G.L. STEBBINS (1957), M. WALTERS et D. BRIGGS (1969) s'accordent pour dire que les plantes apomictiques diploïdes sont rares : la plupart du temps l'apomixie accompagne la polyploïdie. Certains taxons tétraploïdes du C. jacea L. sont-ils aussi apomictiques? Les résultats obtenus dans le croisement genuina X bracteata sembleraient indiquer que oui. En outre, certaines populations naturelles tétraploïdes (population n° 1215) se conservent et se reproduisent normalement bien qu'ayant un pollen très irrégulier. Cependant, il faut noter que :

- les taxons tétraploïdes sont sexuels, leurs hybridations sont facilement réalisées.
- ils sont autostériles.
- des expériences de castrations mâles, sans apport de pollen ultérieurement, n'ont jamais donné de descendance, contrairement à ce qui avait été obtenu chez certains diploïdes.

Si donc il y a apomixie au niveau tétraploïde, ce ne peut être qu'une apomixie très facultative : dans le croisement genuina X bracteata, seulement 9,15% des oosphères, non réduites, semblent avoir donné une descendance. D'autre part, il s'agit probablement d'un cas de pseudogamie, c'est-à-dire qu'une pollinisation est nécessaire au développement apomictique de l'oosphère non réduite. La détection des cas de pseudogamie est extrêmement difficile à réaliser : on peut seulement la soupçonner dans le résultat d'un croisement lorsque des parents, très

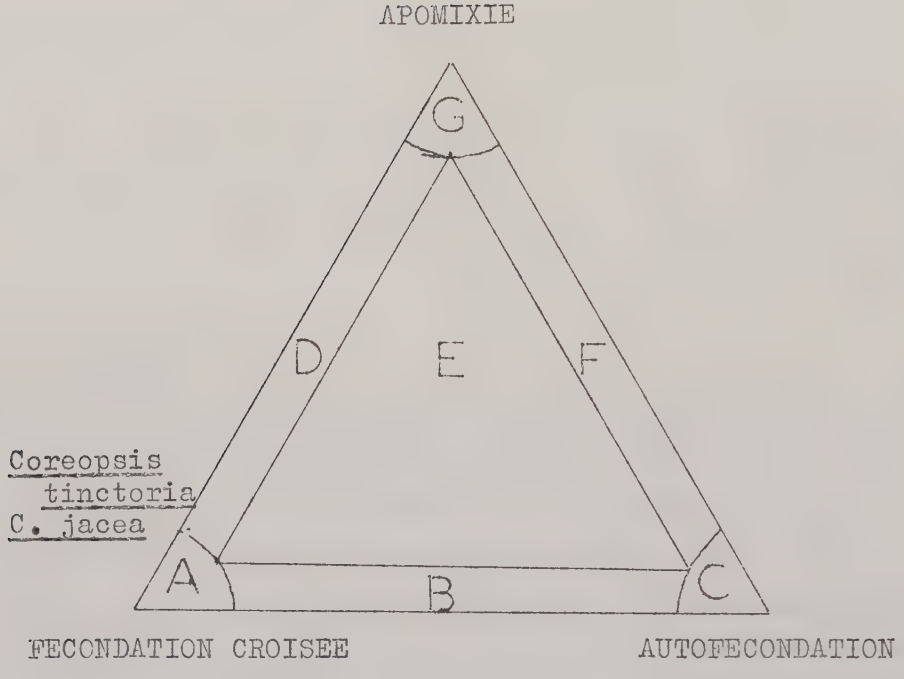


Fig. 53 - Représentation schématique du mode de reproduction de diverses plantes (d'après P. FRYXELL, 1957). Ce diagramme est divisé en sept régions::

- A., plantes allogames, y compris les espèces autoincompatibles et dioïques,
- B., plantes en partie autogames, en partie allogames,
- C., plantes autogames,
- D., E., F., plantes apomictiques facultatives, correspondant aux trois catégories précédentes lorsqu'elles sont sexuelles,
- G., plantes apomictiques strictes.

Nous avons ajouté sur ce diagramme la position des populations du C. jacea L., apomictiques facultatives.

dissemblables morphologiquement produisent une F_I uniforme et identique au parent femelle. C'est ainsi que des cas de pseudogamie sont connus chez Potentilla L. ou Ranunculus auricomus L.

D - CONCLUSION A L'ETUDE BIOSYSTEMATIQUE DU C. JACEA L. SENSU STRICTO

Les croisements expérimentaux ainsi que l'étude d'hybrides naturels montrent que les principales unités phénotypiques infraspécifiques du C. jacea L. sensu stricto ne semblent pas séparées les unes des autres par des barrières d'isolement sexuel, surtout au niveau tétraploïde : les figures 43 et 50 résument l'essentiel de ces résultats expérimentaux.

D'autre part, nous avons pu déceler quelques cas d'apomixie diplosporique facultative, surtout dans les populations diploïdes : populations n° I034, II59 et II95, qui peuvent être rapportées au var. bracteata Scop. (Fig. 43, A). Un autre cas d'apomixie a été trouvé dans la population 1141, aussi diploïde et rapportée au var. diploïdea Guin. Enfin, nous soupçonnons la présence de pseudogamie dans des populations tétraploïdes du var. genuina Wimm. et Grab.

Allogamie et apomixie font qu'il est extrêmement difficile, voire impossible, d'établir des coupures entre les différents taxons infraspécifiques du C. jacea L.

L'étude de la variation des caractères dans chaque population et la comparaison des diverses populations du C. jacea L. par des méthodes numériques nous ont montré qu'il n'est pas possible de constituer des groupes de populations séparées les unes des autres phénotypiquement : tout au plus, peut-on en saisir les extrêmes. Il est bien évident, alors, que nous nous heurterons à de graves problèmes lorsque nous devrons définir des unités systématiques. C'est peut-être aussi ce qui explique qu'il y ait eu tant de taxons décrits chez C. jacea L. D'ailleurs, ainsi que le disent M. WALTERS et D. BRIGGS (1969) lorsqu'ils analysent les cas d'apomixie facultative : " il est improbable qu'il y ait des limites morphologiques nettes entre les différents taxons, et donner un nom aux nombreux descendants locaux d'un croisement sexuel occasionnel présente très peu d'intérêt."

Bien que ne disposant pas de méthodes d'analyse numérique et génétique, J. BRIQUET (1902) avait déjà écrit : " les espèces reconnues par G. ROUY, et à bien plus forte raison, celles des botanistes plus diviseurs, sont reliées les unes aux autres, on ne sait plus où s'arrêter... Nous pensons donc que le seul moyen de donner une image à la fois claire et exacte de l'état des faits est de conserver une seule espèce, le C. jacea L., et de grouper dans cette espèce les races subordonnées comme sous espèces et variétés". Il faut dire que cet auteur, s'il n'avait pas travaillé sur des populations, avait néanmoins étudié un nombre d'échantillons tel qu'il avait pu saisir la multitude d'intermédiaires entre les différents taxons, travail qui l'avait conduit à cette conclusion. Notre travail est une confirmation expérimentale de la thèse de J. BRIQUET.

Nous avons ainsi reconnu 5 taxons infraspécifiques du C. jacea L. sensu stricto en France ; mais il faut ajouter que leurs limites sont extrêmement artificielles et abstraites. Ces taxons représentent, en effet, un si grand nombre de combinaisons de caractères morphologiques qu'il est difficile de les utiliser dans une clé de détermination. Ce sont :

a) var. bracteata Scop. 2 x et 4 x
b) var. diploïdea Guin. 2 x
c) var. canescens de Not. 4 x
d) var. pannonica (Heuff.) Hayek 4 x
e) var. genuina Wimm. et Grab. 4 x

Les taxons a, b et d étaient regroupés dans le ssp. angustifolia Gremli à feuilles caulinaires étroites, c et e dans le ssp. jacea Gremli à feuilles caulinaires larges.

Les analyses morphologiques (Fig. 28) et génétiques (Fig. 50) montrent que cette distinction par la largeur des feuilles caulinaires est souvent mise en défaut. Si les populations diploïdes (bracteata-diploïdea) sont facilement rattachées au ssp. angustifolia Gremli, et les populations tétraploïdes d'une grande partie du var. genuina au ssp. jacea Gremli, pour les autres populations on est, la plupart du temps, dans l'impossibilité de trancher.

D'autre part, J. BRIQUET (1931) rapporte le var. canescens de Not. au ssp. jacea Gremli à feuilles caulinaires larges alors que, par de nombreux caractères morphologiques et le milieu dans lequel on le trouve, on serait plutôt conduit à le rapprocher des C. jacea L. diploïdes, c'est-à-dire du groupe diploïdea-bracteata, à feuilles caulinaires étroites.

De façon inverse, A. von HAYEK (1918) rapporte le var. pannonica (Heuff.) Hayek au ssp. angustifolia Gremli alors que ce taxon est beaucoup plus proche génétiquement et morphologiquement du var. genuina Wimm. et Grab. à feuilles caulinaires larges.

Si, donc, nous reprenons, pour plus de commodité, les noms de taxons utilisés par les anciens auteurs tels que J. BRIQUET (1902, 1931) ou A. von HAYEK (1918), il faut bien préciser que notre conception des unités systématiques n'est pas la même que celle de ces auteurs. Les taxons auxquels nous arrivons n'ont pas la même valeur systématique que ceux des anciennes classifications. Nous redéfinirons ces taxons à la fin de ce mémoire.

TABLEAU XI a

Figure	Taxon	2n	n	Auteur du comptage	Origine du matériel
	SOUS-SECTION . EUJACEAE BOISS.				
	C.jacea L.				
	ssp. Ropalon (Pomel) Maire	44		M. GUINOCHET, 1957	Algérie
	ssp. angustifolia Gremli	44		R.J. MOORE, 1968	Canada : Ontario
	"	22		"	"
	var.bracteata Scop.	44		M. GUINOCHET, 1957	France : Hérault
39, A	"	44		C. GARDOU	France : Var (1240) B.-du-R. (1204)
	"	22		C. GARDOU, 1967 a	France : A.-M. (1034,1195) Italie : Apennins (1148), Ht Adige (1149,1158b), Padova (473), Valteline (569,1159)
1, A	var.weldeniana Rchb.	22		C. GARDOU, inédit	Yougoslavie (639)
	"	44		C. GARDOU, inédit	Yougoslavie (640)
	var.angustifolia Rchb.	44		M. GUINOCHET, 1957	France : Ardèche
	var.diploïdea Guin.	22		M. GUINOCHET, 1957	France : Alpes-Maritimes
	"	22		C. GARDOU, 1962	France : A.-M. (1013,1043,1141,1189, 1203) Italie : Alpes Ligures (1223)
	var.pannonica Heuff.	44		M. GUINOCHET, 1957	Roumanie
	"	44		C. GARDOU	France : Bas-Rhin (1196), Drôme (1200), Isère (1220) Autriche (600)
	ssp.jacea Gremli				
	var.canescens de Not.	44		M. GUINOCHET, 1957	France : Alpes-Maritimes
	"	44		C. GARDOU	France : B.-Alpes (1182,1184,1185) Ardèche (1265), Var (1109, 1111)
	var.genuina Wimm. & Grab.	44		B. ROY, 1938	
	"	44		M. GUINOCHET, 1957	France
	var.banatica Rochel	44		M. GUINOCHET et J. FOISSAC, 1962	Roumanie

TABLEAU XI b

Figure	Taxon	2n	n	Auteur du comptage	Origine du matériel
	C.nigrescens Willd.				
	(=ssp.dubia(Suter)Briq. & Cav.)				
	var.transalpina(Schl) Briq.	44		M. GUINOCHET, 1957	France : Alpes-Maritimes
	"	44		M. GUINOCHET et J. FOISSAC, 1962	Hongrie
	var.rotundifolia(Bartl.) Briq.	44		C. GARDOU, inédit	Italie : Tyrol (1003,1158a) Suisse : Tessin (1179)
	C.pratensis Thuill.		22	B. ROY, 1938	
	"	44		R.J. MOORE, 1968	Canada : Ontario
	var.pratensis Gremli	44		C. GARDOU, inédit	France : H.-Pyr.(1176,1177), Meuse (621) Andorre (1238)
54, B	"	22		C. GARDOU, inédit	France : Lozère (1268), Hérault(1272), Gard (1269) Italie : Baldo, Ht Adige (1156)
	var.microptilon(Gren) Ry.	44		C. GARDOU, inédit	France : Seine-Mar.(1251), Morbihan (622,1278,1279)
54, E	"	22		C. GARDOU, inédit	France : Finistère (1276)
	C.nigra L.				
	ssp.Gueryi Maire	22		M. GUINOCHET, 1957	Maroc : Ifrane
	ssp.nigra Gremli	44		B. ROY, 1937	
	(=eu-nigra Gugler)	44		M. GUINOCHET, 1957	
	"	44		C. GARDOU	France : Sarthe (630), P.Calais(1057)
54, A	"	22		C. GARDOU, inédit	France : Lozère (1212,1266), Finistère (617)
	ssp.nemoralis Jord	44		B. ROY, 1937	
	"	44		C. GARDOU	France : Seine-Mar.(618), Eure (1080), Loiret(1206), H.-Pyr.(1232)
	"	22		M. GUINOCHET, 1957	France : Isère, Loire
54, D	"	22		C. GARDOU,	France : Seine-Mar.(633) Eure (1068)
54, C	ssp.Debeauxii(Gr. & G.)Gugler	22		C. GARDOU, inédit	France : Charente.-Maritime (631)
54, F	ssp.rivularis Brot.	22		C. GARDOU, inédit	Espagne (1248 a et b) Portugal (647)

TABLEAU XI c

Figure	Taxon	2n	n	Auteur du comptage	Origine du matériel
	SOUS-SECTION PHRYGIAE BOISS.				
	C.pectinata L.				
	var.supina (Jd) Gaut.	22		M. GUINOCHET, 1957	France : Ardèche, Hérault
55, A	"	22		C. GARDOU	France : Gard (1213)
55, B	var.pectinata Arènes (=var.genuina Rouy)	22		C. GARDOU, inédit	France : Lozère(1217), Ardèche (1219, 1270)
	C.uniflora Turra	22		M. GUINOCHET, 1957	France : Alpes-Maritimes
	var.genuina Briq.	22		M. GUINOCHET et J. FOISSAC (1962)	France : Col du Lautaret
55, C	"	22		C. GARDOU	France : A.-M.(1035,1065,1175,1191) Htes-Alpes (1163,1174) Savoie (627)
	C.nervosa Willd.		11	C. FAVARGER, 1953	Alpes : Val d'Emosson
	"	22		M. GUINOCHET et J. FOISSAC, 1962	Yougoslavie
	"	22		C. GARDOU	France : Savoie (1160) Hte-Savoie (1282,1283)
55, D					Italie : Baldo (1155) Aoste (1264)
	C. phrygia L.		11	W. PODUBNAJA ARNOLDI, 1931	
	ssp.stenolepis Korner	22		M. GUINOCHET et J. FOISSAC, 1962	Roumanie
55, E	ssp.austriaca Willd.		11	C. GARDOU, inédit	Roumanie (658)
	C.pseudo-phrygia C.A.Meyer	22		C. FAVARGER, 1965	Autriche : Otztal
55, F	"	22		C. GARDOU	U.R.S.S. : Moscou (1246)

TABLEAU XI.- Tableau des nombres chromosomiques observés dans la section Jacea Cass.

BIOSYSTEMATIQUE DE LA SECTION JACEA CASS.

La Section Jacea Cass. est représentée par des taxons dont les écailles de l'involucre possèdent des appendices entiers ou pectinés. On peut considérer, avec E. BOISSIER (1875), qu'elle comprend deux sous-sections :

- la sous-section eujaceae Boiss. dont les appendices plus ou moins arrondis sont plaqués sur le pourtour du capitule. A cette sous-section appartiennent les taxons C. jacea L., C. nigra L., C. pratensis Thuill., C. nigrescens Willd.
- la sous-section phrygiae Boiss. dont les appendices des écailles pectinés sont très étroits, lancéolés et recourbés vers l'extérieur du capitule. A cette sous-section appartiennent des taxons tels que C. uniflora Turra, C. nervosa Willd., C. pectinata L., C. phrygia L.

A - CYTOLOGIE DES DIFFERENTS TAXONS DE LA SECTION

Du point de vue caryologique, la section est homogène et possède le nombre de base x = 11.

Les nombres chromosomiques des différents taxons de la Section jacea Cass. sont consignés dans le tableau XI pages 114 à 116.

Certains taxons sont représentés par des cytotypes diploïdes (2n = 22) et [illegible] cytotypes tétraploïdes (2n = 44) comme c'est le cas pour C. jacea L., C. nigra L. et C. pratensis Thuill. Chez les autres taxons, ainsi que le montre le tableau XI, page 114 et suivantes, nous n'avons trouvé que des cytotypes diploïdes. C'est le cas, notamment, de C. uniflora Turra, C. pectinata L., C. nervosa Willd., C. phrygia L.

Comme nous l'avions fait pour le C. jacea L. sensu stricto, nous avons comparé les garnitures chromosomiques des différents taxons diploïdes de la section jacea Cass. Nous avons, dans tous les cas, observé les chromosomes de métaphase somatique et utilisé la méthode des caryogrammes telle qu'elle est décrite page 13.

Les caryogrammes des taxons diploïdes (Fig. 56) montrent que la Section Jacea Cass. peut être divisée en trois groupes :

a) le groupe Jacea L. avec, ainsi que nous l'avons vu page 13, 5 chromosomes isobrachiaux et 6 hétérobrachiaux parmi lesquels les chromosomes n° 1 et n° 4 sont satellifères.

Fig. 54

Fig. 54 - Plaques métaphasiques observées dans les cellules de méristèmes racinaires de quelques taxons diploïdes de la sous-section eu-jaceae Boiss. (coloration à l'orcéine acétique) :

A.- C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler, population n° 1266 (Col de la Pierre Plantée, Lozère)

B.- C. pratensis Thuill. ssp. pratensis Gremli, population n° 1269, (Mt Aigoual, Gard)

C.- C. nigra L. ssp. debeauxii Gugler, population n° 631 (Pisany, Char.-Maritime)

D.- C. nigra L. ssp. nemoralis Jord., population n° 633 (Isneauville, Seine-Maritime)

E.- C. pratensis Thuill. ssp. microptilon Ry, population n° 1276 (Berthaume, Finistère)

F.- C. nigra L. ssp. rivularis Brot., population n° 1248 a (Vallée de la Viuda, prov. Ciudad real, Espagne).

Fig. 55 - Plaques métaphasiques mitotiques (méristèmes racinaires) ou méiotiques (M_I de cellules mères de microspores) de quelques taxons diploïdes de la sous-section Phrygiae Boiss.

A.- C. pectinata L. var. supina Gaut., mitose, population n° I2I3 (Genolhac, Gard)

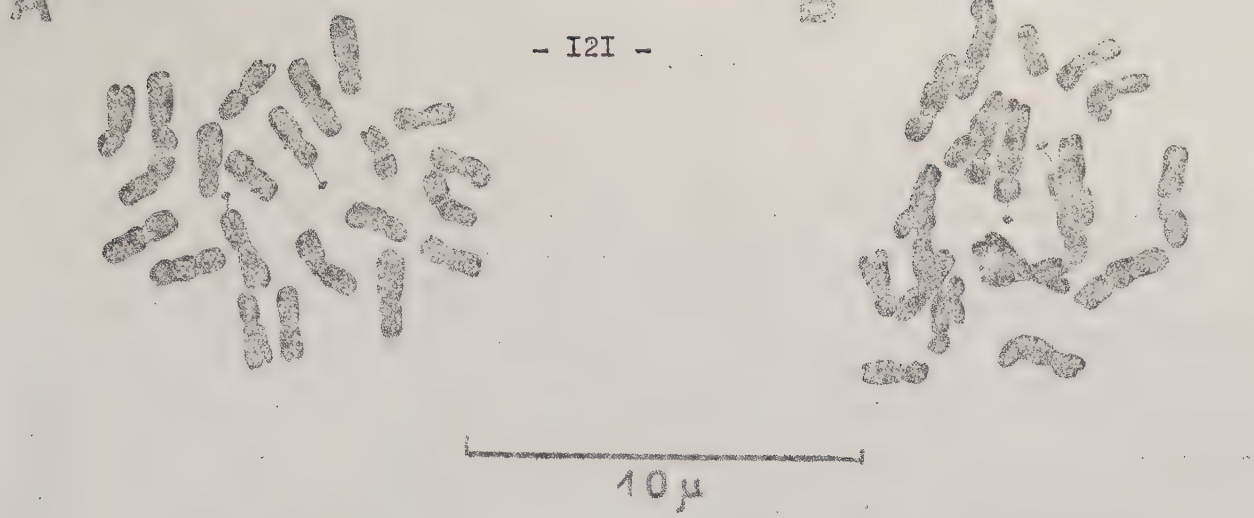
B.- C. pectinata L. var. pectinata Arènes, mitose, population n° I2I9 (Orgnac, Ardèche)

C.- C. uniflora Turra var. genuina Briq., mitose, population n° 627 (Bonneval-sur-Arc, Savoie)

D.- C. nervosa Willd., mitose, population n° I264 (Liliaz, Val de Cogne, Alpes de Graie, Italie)

E.- C. phrygia L. ssp. austriaca Willd., méiose, population n° 658 (Carpathes méridionales)

F.- C. pseudo-phrygia C. A. Meyer, mitose, population n° I246 (Moscou, U.R.S.S.).



10 µ

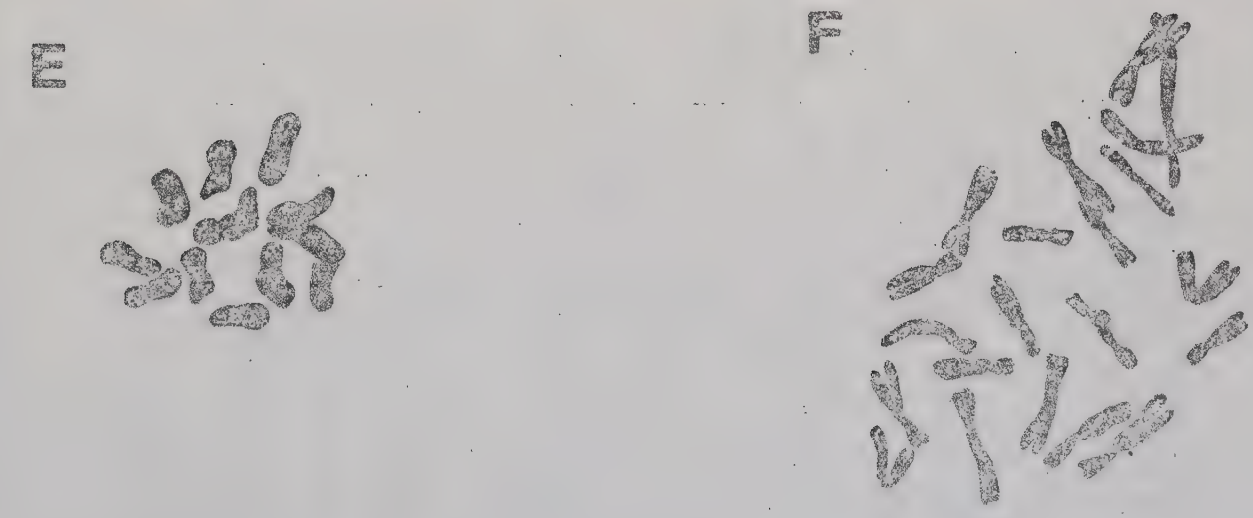


Fig. 55

TABLEAU XII

n° de pop.	Taxon et provenance		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1195	C.Jacea L.	T/M	1,23	1,16	1,12	1,05	0,87	0,79	1,16	1,01	1,01	0,83	0,79
	Col de Brauss	C/L	0,42	0,33	0,55	0,52	0,71	0,57	1,00	0,75	0,75	0,76	0,83
1248	C.rivularis Brot.	T/M	1,26	1,23	1,13	0,95	0,95	0,79	1,11	0,94	0,95	0,82	0,88
	Espagne	C/L	0,50	0,69	0,39	0,50	0,66	0,72	0,84	1,00	0,87	0,85	0,75
1266	C.eu-nigra Gugler	T/M	1,19	1,08	1,05	1,02	1,00	0,91	0,66	1,14	1,04	1,02	0,85
	Pierre plantée	C/L	0,46	0,50	0,47	0,53	0,48	0,54	0,62	0,91	0,75	0,87	0,95
1212	C.eu-nigra Gugler	T/M	1,15	1,09	0,97	0,92	0,92	0,82	0,70	1,11	0,93	0,85	0,77
	Finiels	C/L	0,58	0,59	0,47	0,55	0,62	0,51	0,61	0,97	0,88	0,84	0,79
633	C.nemoralis Jord	T/M	1,21	1,16	1,13	1,09	0,94	0,80	0,84	1,23	1,01	0,89	0,70
	Isneauville	C/L	0,55	0,52	0,42	0,54	0,58	0,40	0,47	0,95	0,79	0,92	0,95
631	C.Debeauxii Gugler	T/M	1,24	1,09	1,02	0,90	0,89	0,77	0,65	1,28	1,20	1,07	0,99
	Pisany	C/L	0,57	0,49	0,45	0,71	0,62	0,57	0,34	0,88	0,89	0,97	0,77
1276	C.pratensis Thuill	T/M	1,18	1,10	1,01	0,98	0,95	0,75	0,70	1,36	1,14	0,99	0,92
	Berthaume	C/L	0,46	0,48	0,38	0,65	0,60	0,60	0,70	0,89	0,90	0,89	0,89
617	C.eu-nigra Gugler	T/M	1,20	1,10	1,04	1,03	0,99	0,91	0,80	1,24	1,11	0,93	0,91
	Brennilis	C/L	0,43	0,63	0,35	0,61	0,56	0,46	0,53	0,88	0,89	0,89	0,95
1219	C.pectinata L.	T/M	1,20	1,11	1,03	1,01	0,95	0,83	0,76	0,75	1,20	1,11	1,11
	Orgnac	C/L	0,33	0,50	0,55	0,51	0,63	0,32	0,50	0,60	0,85	0,85	1,00
627	C.Uniflora Turra	T/M	1,23	1,12	1,09	0,99	0,87	0,82	0,70	0,70	1,28	1,22	1,05
	Bonneval sur Arc	C/L	0,57	0,46	0,64	0,65	0,61	0,44	0,48	0,65	0,85	0,88	0,80
1264	C.nervosa Willd	T/M	1,25	1,14	1,06	1,06	0,98	0,98	0,87	0,81	1,08	0,98	0,94
	Cogne	C/L	0,50	0,55	0,67	0,45	0,71	0,46	0,43	0,66	0,90	1,00	1,00
1269	C.pratensis Thuill	T/M	1,22	1,07	1,09	1,06	0,95	0,95	0,89	0,83	1,07	0,95	0,81
	Aigoual	C/L	0,50	0,68	0,55	0,43	0,48	0,62	0,53	0,63	0,76	0,83	0,92
1268	C.pratensis Thuill	T/M	1,11	1,09	1,05	1,05	0,97	0,95	0,88	0,75	1,16	1,09	0,99
	Cabrillac	C/L	0,53	0,33	0,53	0,64	0,53	0,61	0,62	0,66	0,89	0,75	0,79

hétérobrachiaux — isobrachiaux

Nota : les chromosomes satellifères sont encadrés.

TABLEAU XII

Tableau des rapports caractérisant les chromosomes de quelques populations diploïdes de la Section Jacea Cass.

T/M = rapport de la longueur totale T du chromosome sur la longueur moyenne M de l'ensemble des chromosomes de la plaque.

C/L = rapport des longueurs bras court sur bras long

Ces rapports représentent les moyennes d'une trentaine de mesures effectuées sur des plaques métaphasiques (3 ou 4) observées sur des méristèmes racinaires de 10 individus d'une même population.

Nous avons considéré comme chromosomes hétérobrachiaux les chromosomes ayant un rapport C/L plus petit que 0,75 et comme isobrachiaux ceux dont le rapport C/L était supérieur ou égal à 0,75.

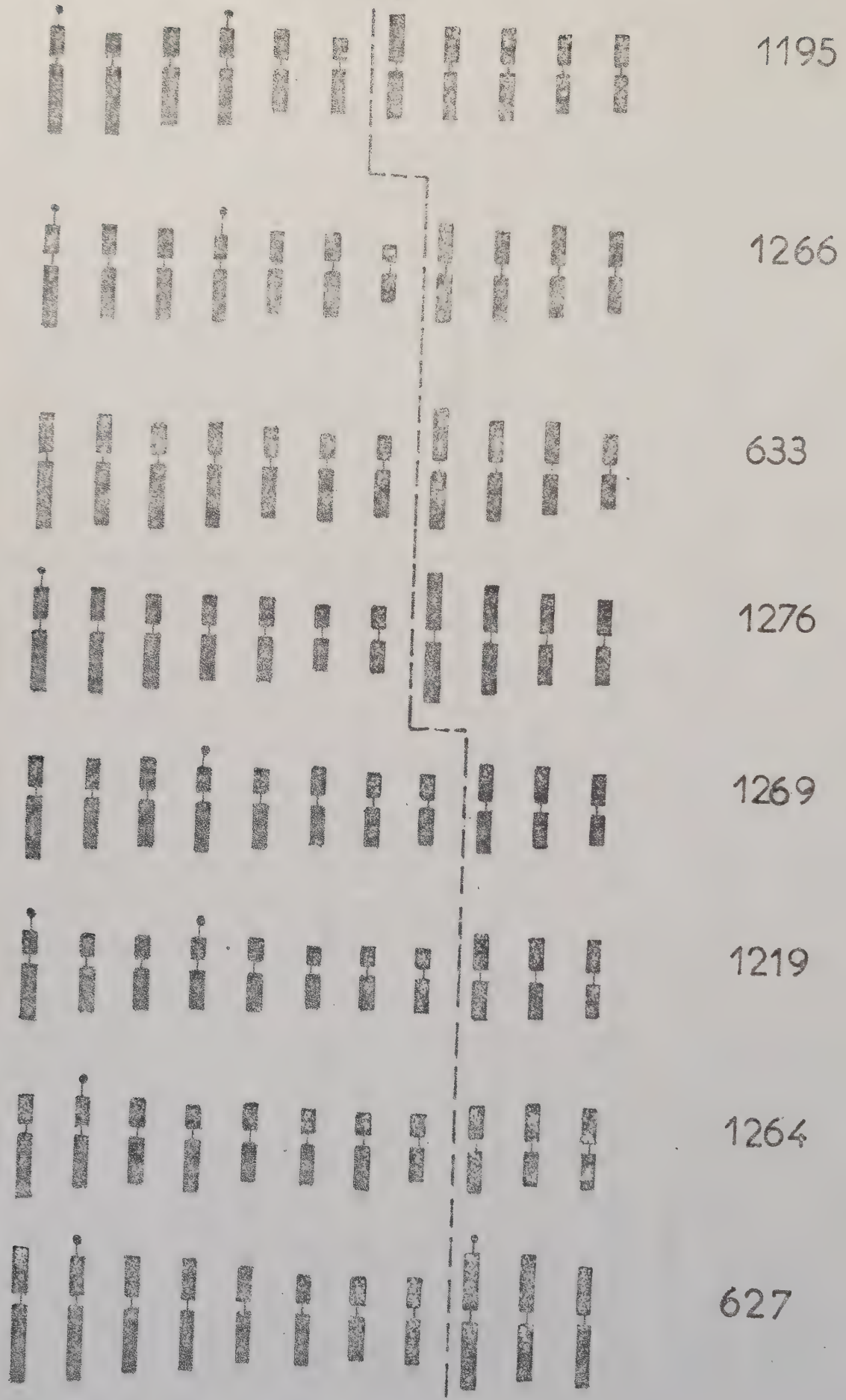

1195
1266
633
1276
1269
1219
1264
627
hétérobrachiaux
isobrachiaux

Fig. 56 - Caryogrammes de divers types diploïdes de la Section jacea Cass.

- 1195, C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (Col de Brauss, A.-M.)
- 1266, C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler (Col de la Pierre Plantée, Lozère)
- 633, C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. (Isneauville, Seine-Maritime)
- 1276, C. pratensis Thuill. ssp. microptilon Ry (Berthaume, Finistère)
- 1269, C. pratensis Thuill. ssp. pratensis Gremli (Mt Aigoual, Gard)
- 1219, C. pectinata L. var. pectinata Arènes (Genolhac, Gard)
- 1264, C. nervosa Willd. (Liliaz, Val de Cogne, Alpes de Graie, Italie)
- 627, C. uniflora Turra var. genuina Briq. (Bonneval-sur-Arc, Savoie)

b) le groupe nigra-nemoralis avec seulement 4 chromosomes isobrachiaux. Parmi les 7 chromosomes hétérobrachiaux, les chromosomes n° 1 et n° 4 peuvent être satellifères comme pour C. jacea L.

Pour C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler, les chromosomes 3 et 6 sont plus nettement hétérobrachiaux dans la population de Brennilis (Bretagne) que dans les populations du Massif Central (Finiels et Pierre Plantée). Le rapport bras court/bras long pour ces chromosomes est nettement plus bas dans la population de Brennilis.

Les caryogrammes de C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. et de C. nigra L. ssp. debeauxii (Gr. et God.) Gugler sont extrêmement voisins. On peut aussi les rapprocher du ssp. eu-nigra Gugler du Massif Central.

c) le groupe uniflora-nervosa-pectinata avec 5 chromosomes isobrachiaux et 8 chromosomes hétérobrachiaux. Chez C. uniflora Turra, les satellites sont portés par le chromosome n° 2, hétérobrachial, et le chromosome n° 8, isobrachial.

Chez C. pectinata L., les satellites sont portés par les chromosomes hétérobrachiaux n° 1 et n° 4 comme c'est aussi le cas pour C. jacea L. et C. nigra L. diploïdes. Du point de vue caryologie, ce taxon permet donc la liaison entre la sous-section Phrygiae Boiss. et la sous-section eujaceae Boiss.

Deux cas particuliers sont à envisager, celui du C. rivularis Brot. et celui du C. pratensis Thuill.

C. rivularis Brot., bien que classé dans le C. nigra L. du point de vue morphologique, possède des caryogrammes très proches de ceux du C. jacea L.

Par ses caryogrammes le C. pratensis Thuill. pourrait être rattaché soit au groupe nigra-nemoralis pour les populations de Bretagne, soit au groupe uniflora-nervosa-pectinata pour les populations du Massif Central. Cette dualité dans la composition chromosomique du C. pratensis Thuill. permet de supposer une origine différente pour les deux sortes de populations. Si l'on considère, d'autre part, que le C. pratensis Thuill. est diploïde dans les régions où nous avons trouvé d'autres taxons diploïdes de la Section jacea Cass., triploïde lorsque des taxons diploïdes et tétraploïdes de cette Section voisinent (exemple : population n° 1161 située entre des populations diploïdes du C. nervosa Willd. et du C. jacea L. ssp. eu-jacea L.

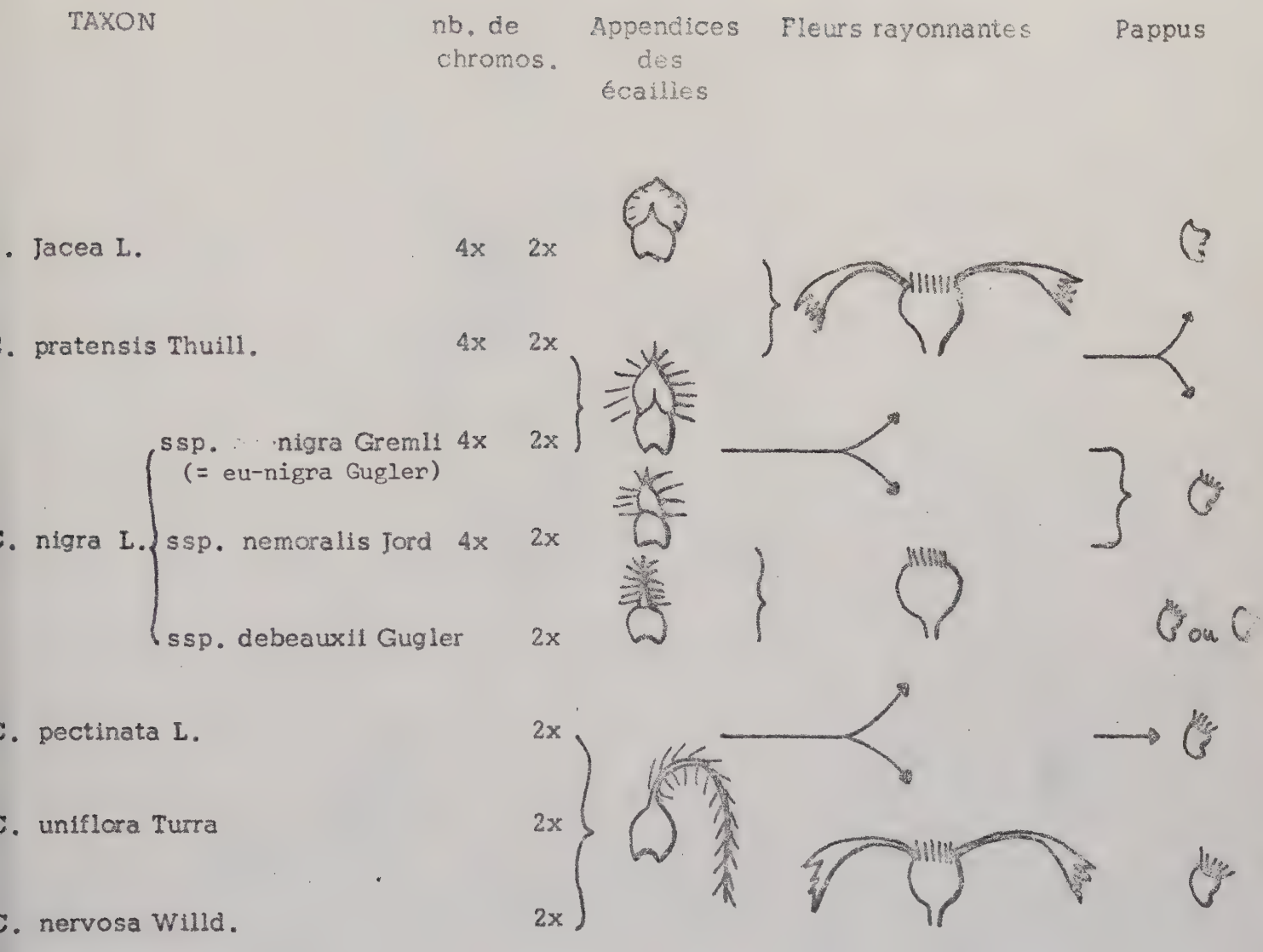
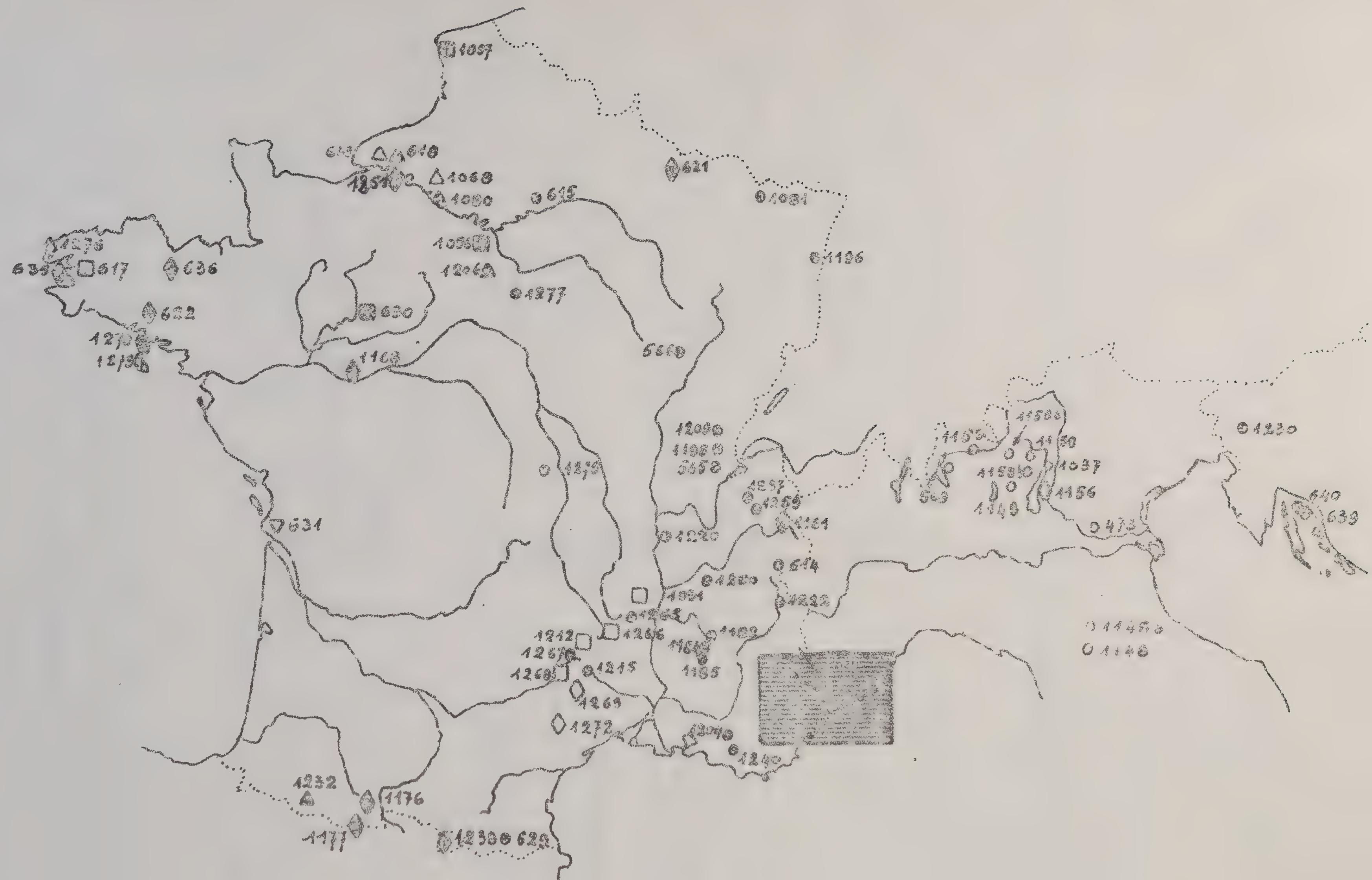


Fig. 57 - Caractères morphologiques des différents taxons de la section Jacea Cass.


1057
618
1068
1080
615
621
1081
1196
617
636
632
630
1277
1163
631
1176
1232
1230
629
1215
1269
1272
1037
1156
1140
1230
1146
640
639
614
1222
1185

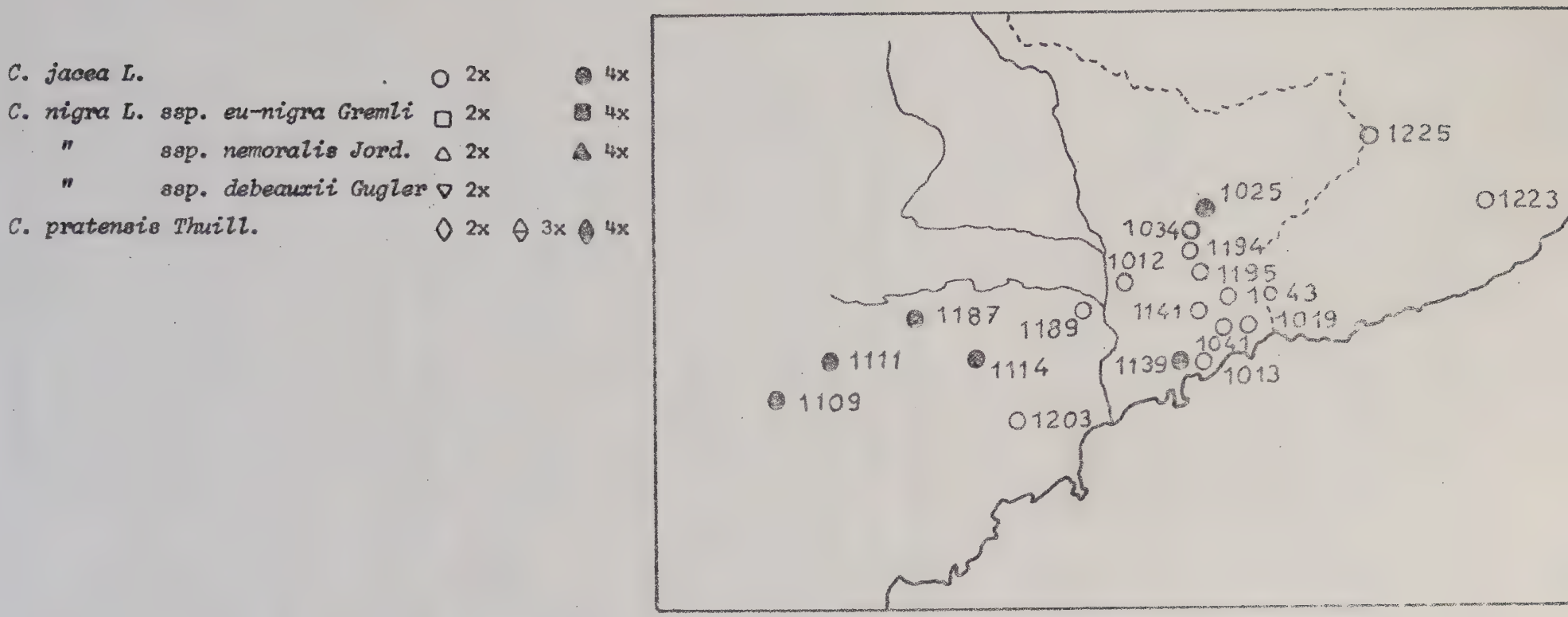


Fig. 58 - Distribution des différents cytotypes observés dans la sous-section Eujaceae Boiss. La partie des Alpes-Maritimes représentée en hachures a été agrandie pour faciliter la lecture. Les nombres représentent les numéros des populations étudiées (voir page 225)

var. genuina Wimm. et Grab. tétraploïdes), et tétraploïde partout ailleurs, on pourra avoir une idée de l'origine multiple de ce taxon.

Il faut, en outre, remarquer que, du point de vue morphologique, et d'après les caractères utilisés par les taxonomistes classiques, les taxons C. pratensis Thuill. et C. pectinata L. occupent des positions intermédiaires (Fig. 57) ce qui correspond aussi à leur caryologie.

On pourrait définir ainsi le C. pratensis Thuill. : C. jacea L. à écailles plus ou moins pectinées, ou C. nigra L. à fleurs plus ou moins rayonnantes, avec tout ce que cela laisse planer d'incertitude quant à la diagnose exacte du taxon.

B - REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET PHYTOSOCIOLOGIQUE

D'après le tableau des nombres chromosomiques (Tableau XI, p. II4-II6)et la répartition des différents cytotypes (Fig. 58), on constate que la Section Jacea Cass. peut être scindée en trois groupes :

1) Les taxons de la sous-section Eujaceae Boiss. à écailles entières. Les populations diploïdes ont été récoltées, ainsi que nous l'avons vu p. 74, à l'étage méditerranéen ou méditerrano-montagnard des Alpes-Maritimes, des Apennins, du Tessin, des Alpes dolomitiques et dinariques. Il s'agit de taxons infraspécifiques du C. jacea L. sensu stricto (bracteata Scop., diploïdea Guin., Weldeniana Rchb.). Ces taxons sont liés à des groupements de pelouses xérophiles calcicoles (Aphyllanthion, Xerobromion) et sont localisées dans la région méditerranéenne ou dans les montagnes périméditerranéennes.

En opposition, les taxons tétraploïdes de ce groupe ont des aires de répartition plus vastes qui couvrent pratiquement toute la France et même l'Europe : certains d'entre eux sont eurosibériens (var. genuina Wimm. et Grab.), d'autres sont subméditerranéens (var. canescens de Not.), d'autres encore sont euméditerranéens (ssp. Ropalon (Pomel) Maire).

2) Les taxons de la sous-section Eujaceae Boiss. à écailles pectinées : on peut les rapporter au C. nigra L. et au C. pratensis Thuill.

- C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler.

Nous avons récolté des populations diploïdes dans le Massif Central aux environs de 1.400 m. d'altitude (Mt Lozère, Mt Aigoual, Mt Mezenc, Aubrac, etc...) et en Bretagne dans des groupements végétaux acidophiles que l'on peut rapporter au Mesobromion Br.-Bl. et Moor (1938) (= Nardo-Galion (Preisg) Oberdorfer (1957)). Ce sont des prairies acides, riches en Meum athamanticum, Narcissus pseudonarcissus, Arnica montana, Viola sudetica, Alopecurus pratensis...

Dans les Cévennes, J. BRAUN-BLANQUET (1953) précise à propos de ce groupement du Mont Lozère : "d'autres groupements de la même alliance s'échelonnent de la Bretagne aux pays cantabriques et jusqu'à la Serra da Estrela portugaise..."

On peut donc considérer que ce cytotype fait partie de groupements phytosociologiques atlantiques.

Très amendés, ces groupements pourraient passer à l'Arrhenatherion. Or, c'est dans des associtions de l'Arrhenatherion que nous avons récolté le cytotype tétraploïde de ce taxon. Celui-ci est réparti beaucoup plus largement en France que le cytotype diploïde.

Par ailleurs, E. OBERDORFER (1957) cite aussi ce même taxon dans des groupements de landes acidophiles du Sarothammion scopariae Tüxon 1945 (Calluno-Ulicetea). N'ayant pas récolté de populations appartenant au C. nigra L. dans de tels groupements, nous ne savons pas à quel cytotype les rattacher.

- C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan. J. BRAUN-BLANQUET (1967) fait de ce taxon l'une des caractéristiques d'un groupement atlantique le Brachypodio-Centaureion nemoralis qu'il décrit au pays Basque et rattache aux Arrhenatheretalia : nous ne l'avons pas récolté dans ces groupements.

Le cytotype diploïde a été trouvé dans la Seine-Maritime dans des groupements mésophiles en bordure de bois, appartenant au Trifolion medii Müller très proches du Geranion Sanguinei Tüxen. D'ailleurs, Th. MULLER (1962) décrit dans cette alliance une association à C. nemoralis Jordan qu'il nomme Teucrio (scorodoniae)-Centaureetum nemoralis, association qui semble correspondre à celle que nous avons trouvée sur les coteaux de la Seine-Maritime.

Le cytotype tétraploïde a été récolté dans des groupements similaires mais plus fermés et passant à l'Arrhenatherion ou au Mesobromion : il est présent dans l'ouest et le centre de la France.

- C. nigra L. ssp. debeauxii Gr. et G.

Le cytotype diploïde a été récolté dans des landes calcifuges acidophiles de Charente-Maritime qui correspondent aux Erico-Ulicetalia décrits par J. BRAUN-BLANQUET (1967).

Nous n'avons pas trouvé de cytotype tétraploïde.

- C. nigra L. ssp. rivularis (Brot.) Cout.

Ce taxon a été récolté par S. RIVAS-GODAY en Espagne dans la vallée de la Viuda (prov. de Ciudad Real, population n° 1248 a) et dans la Cordillera Oretana (prov. de Tolédo, population n° 1248 b) dans des groupements des Molinietalia : il y est diploïde.

D'autre part, A. COUTINHO (1939) le signale dans la plupart des provinces portugaises : il semble donc que ce soit encore un taxon atlantique. Des comptages chromosomiques effectués à partir d'akènes récoltés dans la nature au Portugal, en provenance du Jardin Botanique de Coïmbra, sont aussi diploïdes à 2n = 22 (population n° 647).

- C. pratensis Thuill.

Pour ce taxon, l'appartenance à un groupement phytosociologique est plus délicate à déterminer : on peut le trouver dans tous les groupements que nous avons déjà cités au sujet de tous les taxons infraspécifiques du C. jacea L. et du C. nigra L., ou même de ceux de la sous-section phrygiae Boiss.

Nous l'avons récolté dans des groupements du Trifolion medii Müller en même temps que le C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan, dans l'ouest de la France, du Mesobromion avec C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler dans le Centre, du Trisetion flavescentis dans les Alpes en altitude et de l'Arrhenatherion partout ailleurs. Il est donc difficile de le rapporter à un groupement phytosociologique donné.

Du point de vue répartition géographique, on peut dire que ce taxon couvre toute la France d'ouest en est et du nord au sud.

On peut cependant y distinguer deux sous-espèces :

- ssp. microptilon (Gren.) Ry très proche morphologiquement du C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan et, comme ce taxon, à appendices des écailles étroits et plus ou moins recourbés vers l'extérieur. Son aire correspond à peu près à celle du ssp. nemoralis

Jordan : Normandie, région parisienne, Bretagne et le long de la côte atlantique jusqu'aux Pyrénées.

Quelques populations des Alpes maritimes et centrales pourraient être rapprochées morphologiquement de ce taxon, quoique leur origine soit certainement différente.

- ssp. pratensis Gremli, médioeuropéenne, présente dans une grande partie de la France, accompagnant la plupart du temps le C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler ou le C. jacea L. ssp. jacea Gremli, forme entre ces deux taxons un intermédiaire morphologique. Il est pratiquement nul en région méditerranéenne.

On peut donc considérer que tous les taxons diploïdes de ce groupe sont répartis tout au long de la côte atlantique depuis la Normandie pour le ssp. nemoralis Jord., Bretagne pour le ssp. eu-nigra Gugler, Charente-Maritime et pays Basque pour le ssp. debeauxii Gr.et G., Portugal et provinces espagnoles occidentales pour le ssp. rivularis Brot., jusqu'au Maroc pour le ssp. Gueryi Maire (pour ce dernier taxon, d'après M. GUINOCHET, 1957). Seul, le ssp. eu-nigra Gugler du Massif Central, plus éloigné de la côte atlantique que les autres taxons, peut être considéré comme subatlantique.

Les taxons tétraploïdes de ce groupe sont aussi présents dans l'ouest de la France, mais leur aire déborde très largement celle des diploïdes vers le nord (Grande-Bretagne, Belgique, Scandinavie) et vers l'est (Allemagne).

3) Ceux de la sous-section Phrygiae Boiss. qui sont isolés les uns des autres et confinés dans des prairies acidophiles (pH environ 6,0) de la partie supérieure de l'étage subalpin des massifs montagneux français. On trouve en effet :

- C. uniflora Turra dans les Alpes-Maritimes, les Basses-Alpes et les Hautes-Alpes, l'Isère et la Savoie, entre 1.900 et 2.200 m. d'altitude. Ce taxon est considéré comme l'une des caractéristiques du Festucetum spadiceae GUINOCHET (1938), association qui appartient à l'alliance du Festucion variae Br.-Bl. 1926. Cette association forme de vastes pelouses caractérisant la partie supérieure de l'étage subalpin des massifs internes des Alpes occidentales. La limite nord de ce taxon semble correspondre à la haute vallée de la Maurienne (population n° 627).

- C. nervosa Willd. est présent en France dans les Alpes de Savoie et de Haute-Savoie, en Suisse et en Italie (Tyrol) aux mêmes altitudes que le précédent dont il prend la relève au Nord des Alpes. On le trouve comme C. uniflora Turra à la partie supérieure de l'étage subalpin dans des pelouses appartenant au Festucion variae Br.-Bl. (1926a) ; R. NEGRE (1950) le cite comme une caractéristique du Junipereto-Festucetum spadiceae qu'il décrit de la haute vallée du Vénéon. Nous l'avons trouvé dans des groupements similaires près du Col du Petit Saint Bernard (population n° 1160)et du Pas de la Bosse (population n° 1283). On peut aussi le trouver à la limite de landes subalpines appartenant au Rhodereto-Vaccinion Br.-Bl. (1939) (par exemple population n° 1264 du val de Cogne et n° 1282 du col de Bassachaux) ce qui correspond à la situation indiquée par C. FAVARGER (1953) à propos de ce taxon récolté au val d'Emosson.

Enfin, plus à l'est, J. BAR (1914) dans une étude floristique du val d'Onsernone (Suisse : Tessin) cite ce taxon soit dans des rhodoraies, soit dans des pelouses subalpines et alpines à Festuca varia Hack. : nous l'avons récolté dans de telles pelouses au sommet du Monte Baldo (population n° 1155).

L'aire du C. nervosa Willd. est plus grande que celle du C. uniflora Turra car on le trouve en effet aussi bien dans les Alpes du Nord, du sud (Tyrol, Dolomites) que dans les Alpes centrales et jusqu'en Carniolie.

- C. pectinata L. a été récolté dans les Cévennes : il fait partie d'une association végétale à Festuca spadicea et Leucanthemum Delarbrei Br.-Bl. (1926 b) appartenant à l'alliance du Festucion eskiae Br.-Bl. (1948). Ce groupement recouvre les fortes pentes sud des Mts Mezenc, Cantal, Lozère, Aigoual à une altitude d'environ 1.700 m. Il est très voisin de l'Hieracieto-Festucetum spadiceae Br.-Bl. (1948) de l'étage alpin des Pyrénées orientales et du Festucetum spadiceae Guin. (1938) déjà cité des Alpes austro-occidentales. Ce groupement est aussi en contact avec les landes subalpines du Rhodereto-Vaccinion médio-européen qui occupent les pentes nord des sommets du Cantal.

On peut donc considérer que ces trois taxons ont une répartition géographique restreinte et sont situés dans des groupements phytosociologiques vicariants de l'étage subalpin des Alpes

et du Massif Central. On pourrait rechercher leur homologue dans les associations de l'étage subalpin des Pyrénées ou encore plus au sud, dans les Sierras espagnoles.

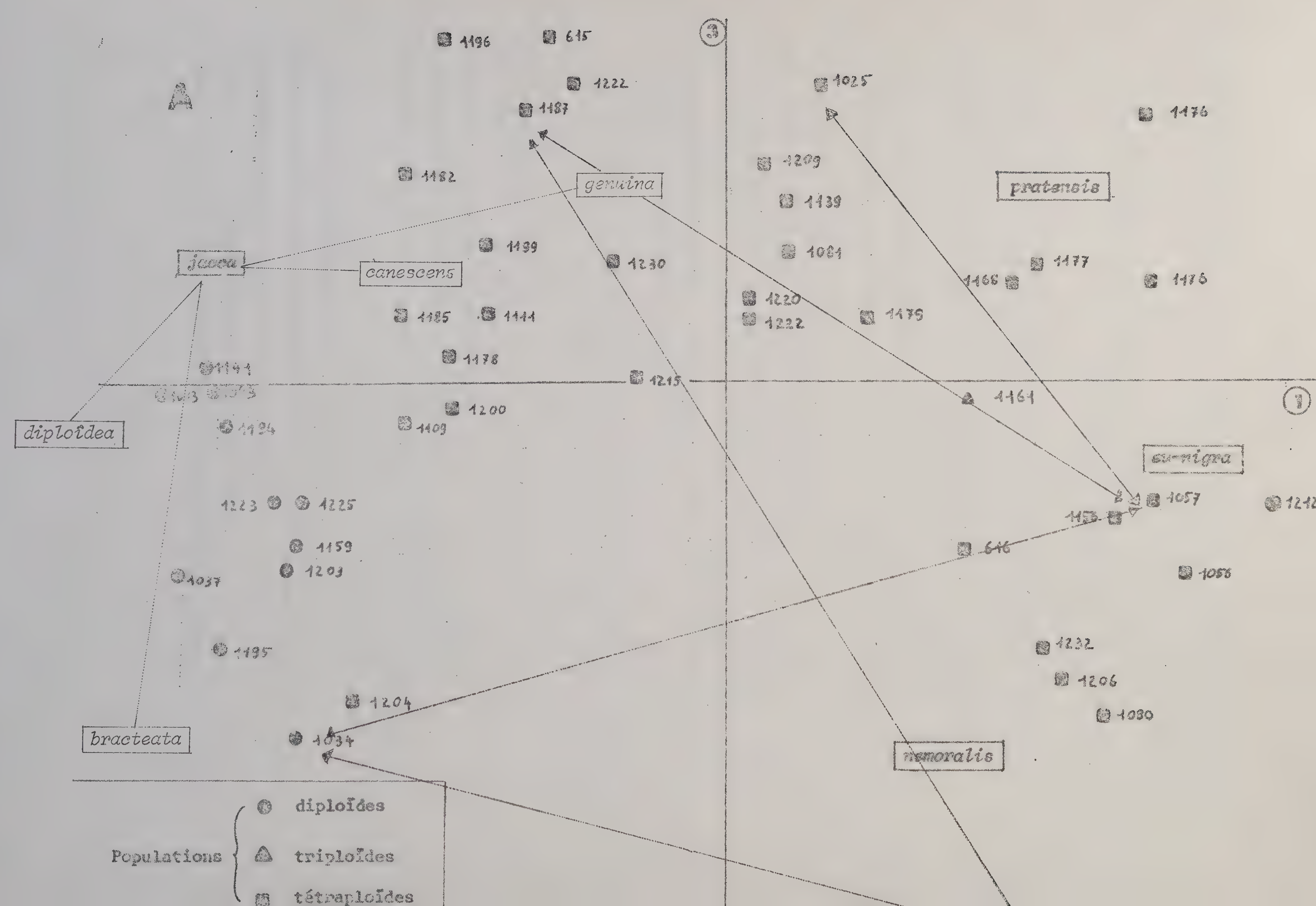
En résumé, on peut dire que la Section Jacea Cass. peut être divisée en trois groupes :

- le groupe jacea L., à aire méditerranéenne, colonisant des pelouses xérophiles calcicoles.
- le groupe nigra L., à aire atlantique, colonisant des pelouses ou des prairies neutro-acidophiles humides.
- le groupe uniflora-nervosa, localisé à l'étage subalpin des massifs montagneux (Alpes, Massif Central) dans des prairies acidophiles.

Il faut aussi remarquer que, dans ces deux derniers groupes, les taxons possèdent tous des appendices des écailles pectinées et sont plus ou moins acidophiles. On peut ajouter que la sous-section Phrygiae Boiss. (uniflora-nervosa-pectinata) est entièrement diploïde en France, tandis que dans la sous-section Jaceae Boiss. (jacea-nigra-pratensis) les deux sortes de cytotypes coexistent. Dans les deux sous-sections, les taxons diploïdes ont une extension réduite, alors que les tétraploïdes ont des aires très vastes, couvrant, non seulement la France, mais aussi une bonne partie de l'Europe (Fig. 58).

Ce type de répartition n'est pas général chez les Centaurées et, selon les sections, nous avons observé des variations ; ainsi, dans la section Acrocentron Cass., ce sont les cytotypes diploïdes qui occupent les biotopes les plus variés et des aires géographiques vastes en Europe, tandis que les polyploïdes ont des aires plus restreintes et méridionales (C. GARDOU, 1969).

Il semble donc, d'après les résultats précédents, que l'étude expérimentale de ces différents taxons devra être menée, d'une part pour étudier les relations entre C. jacea L. et le groupe nigra-nemoralis et entre C. jacea L. et le groupe uniflora-nervosa d'autre part. Le problème du C. pratensis Thuill. est envisagé à part et à la fin de cette étude.



A
3
1
1196
615
1222
1187
1182
genuina
jacea
canescens
diploïdea
bracteata
pratensis
eu-nigra
nemoralis
1199
1230
1185
1144
1178
1215
1200
1109
1223
1225
1159
1203
1037
1195
1204
1034
1025
1209
1139
1081
1220
1222
1179
1166
1177
1176
1161
1057
1242
1153
646
1056
1232
1206
1030
Populations
diploïdes
triploïdes
tétraploïdes

Fig. 59, A - Diagramme obtenu par analyse factorielle des correspondances avec les axes M_1 et M_3 pour les populations de la sous-section Eujaceae Boiss. :

Diagramme des populations : on obtient un nuage de points continu entre deux extrêmes diploïdes. Le centre du nuage est occupé par des taxons tétraploïdes entre lesquels il est très difficile de placer une coupure. Les croisements expérimentaux ont été effectués entre les populations diploïdes 1034, 1141 et 1068, tétraploïdes 1025, 1187 et 1057 ; tétraploïdes et diploïdes 1187 et 1068, 1057 et 1034 : les flèches indiquent les croisements qui ont été effectués.

- bracteata = C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop.
- diploïdea = " " var. diploïdea Guin.
- canescens = " ssp. jacea Gremli var. canescens de Not.
- genuina = " " var. genuina Wimm. et Grab.
- pratensis = C. pratensis Thuill. (appartiennent nettement à ce taxon les populations n° 1168 - 1176 - 1177)
- eu-nigra = C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler
- nemoralis = " ssp. nemoralis Jordan

Les nombres indiquent les différentes populations : pour leur signification voir page 225.

Fig. 59, B - Diagramme des caractères quantitatifs et qualitatifs utilisés dans le calcul.
Les nombres indiquent les différents caractères : pour leur signification, voir pages 67 et 68.
On remarque que la plupart des caractères se retrouvent groupés vers l'origine, ce qui est dû à la présence des taxons tétraploïdes dans le calcul : en effet, ces taxons représentent tous les termes de passage et les recombinaisons des caractères morphologiques des diploïdes.

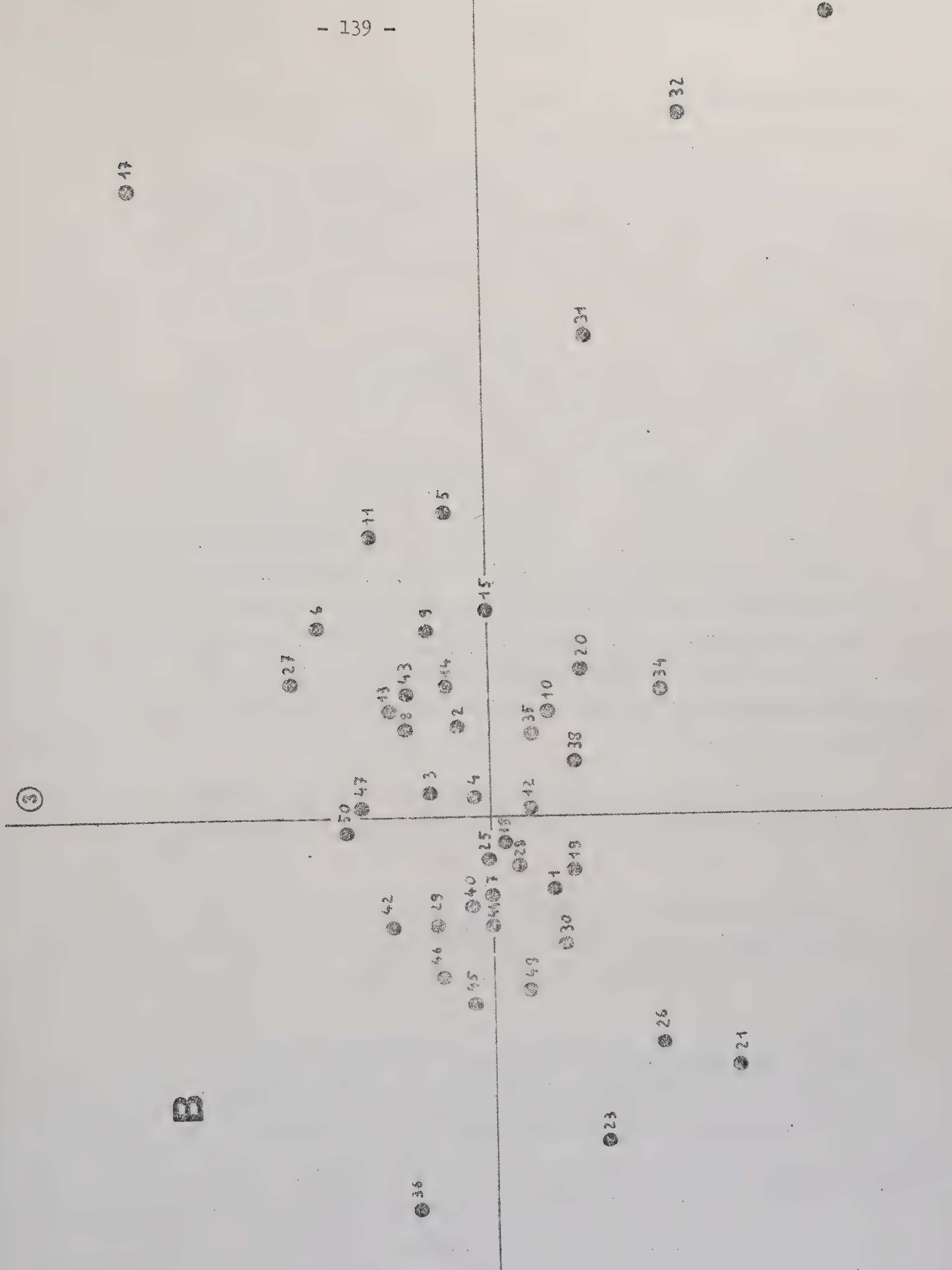


Fig. 59, B

C - ETUDE EXPERIMENTALE

1. Sous-section Eujaceae Boiss.

Afin d'étudier les relations morphologiques des différents taxons de la sous-section Eujaceae Boiss., nous avons procédé comme pour C. jacea L. sensu stricto, c'est-à-dire que nous avons soumis les populations appartenant à cette sous-section à une analyse factorielle des correspondances.

Nous avons pu observer, de cette façon, qu'il n'y a pas de solution de continuité morphologique permettant de faire une coupure entre les différents taxons étudiés.

A propos du résultat obtenu, on pourrait parler d'un "continuum" morphologique dont les extrêmes seraient occupés par les taxons diploïdes (Fig. 59, A), le passage entre les différents taxons s'effectuant au niveau tétraploïde. Or, E. M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954), après leur étude génétique et morphologique des taxons tétraploïdes de C. jacea L., C. nigra L. et C. nemoralis Jord. ont bien montré que : "Variation is, however, continuous, taking the whole range of the plants studied, and any classes must have artificial limits."

Il était intéressant pour nous de savoir si cette affirmation était aussi applicable aux populations diploïdes et c'est dans ce sens que nous avons orienté notre expérimentation.

Nous avons donc été amenée à reprendre et à compléter, sur des souches françaises, les travaux que E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954) avaient réalisés sur des Centaurées britanniques, en remarquant que :

a) le fait que C. nigra L. ne soit pas représenté dans le sud-est de la France nous a permis d'utiliser pour cette étude des souches de C. jacea L. exemptes pratiquement de gènes nigra.

b) nous avons pu étendre ce travail par une étude génétique réalisée au niveau diploïde. Les souches diploïdes n'étant pas représentées en Angleterre, les auteurs anglais n'avaient réalisé de croisements qu'au niveau tétraploïde.

Parmi les populations de la sous-section Eujaceae Boiss. étudiés des points de vue caryologique et morphologique, nous n'avons pu envisager, pour des raisons d'ordre matériel (date de mise en culture, dates de floraisons, durée de floraison, etc...) que des relations génétiques entre les taxons suivants :

- souches diploïdes :

C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (C. jacea 2 x) des Alpes-Maritimes (2n = 22) population n° 1034

C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. (C. nigra 2 x) (2n = 22) de Lyons-la-Forêt, Eure (population n° 1068)

- souches tétraploïdes :

C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. (C. jacea 4 x, 2n = 44) des Alpes-Maritimes, population n° 1187

C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler (C. nigra 4 x à 2n = 44) Nord de la France dans le Boulonnais (population n° 1057)

Au cours de ces expériences, chacune des deux sous-espèces du C. nigra L. a été croisée avec les deux variétés susdites du C. jacea L. et réciproquement.

Enfin, les résultats de ces hybridations ont été comparés avec ceux que nous avions obtenus en croisant entre eux les différents taxons du C. jacea L.

En outre, le mode de reproduction a, chaque fois, été précisé pour chacun des parents. C'est ainsi que l'on note une autostérilité presque totale chez C. nigra L. ainsi que chez C. jacea L. Parallèlement, il ne semble pas, dans l'état actuel de cette expérimentation, qu'il existe de reproduction apomictique chez C. nigra L. (Tableau p. 142) contrairement à ce que l'on trouve chez C. jacea L. (voir page 104 et suivantes).

a) Les croisements effectués au niveau diploïde ont donné, de loin, les meilleurs résultats. Ils font intervenir :

Taxon	2 n Chromosomes	Essais d'autofécondations			Fécondations libres		
		Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	% de Fécondité b/a	Nbre de fleurs pollinisées : a'	Nbre d'akènes obtenus b'	% de Fécondité b'/a'
C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (pop. 1159, 1034)	22	580	1	0,17	424	238	56,13
C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Winn & Grab. (pop. 1025, 1187, 1139)	44	2520	11	0,42	1568	689	43,94
C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. (pop. 1068)	22	823	0	0	1234	590	47,8I
C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler (pop. 1057)	44	1216	0	0	1013	208	20,53

TABLEAU XIII .- Tableau montrant le mode de reproduction de quatre taxons de la sous-section Eujaceae Boiss.

TABLEAU XIV .- Les taxons utilisés dans les croisements sont :

jacea 2x : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop.

jacea 4x : C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Winn. et Grab.

nigra 2x : C. nigra L. ssp. nemoralis Jord.

nigra 4x : C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler

TABLEAU XIV .- Tableau des croisements réalisés dans la sous-section Eujaceae Boiss., A., entre taxons diploïdes; B., entre taxons tétraploïdes; C., entre taxons diploïdes et taxons tétraploïdes; D., rappel des croisements éffectués entre deux taxons du J. jacea L.(pour les autres croisements réalisés dans ce groupe voir tableau X, pages 86-87).

Essais de croisements entre les variétés suivantes		Croisements				Fertilité de la F_1		
Parent ♀	Parent ♂	Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	% de fécondité b/a	% de germination	Nbre de fleurs pollinisées : a'	Nbre d'akènes obtenus b'	% de fécondité b'/a'
A. jacea 2x (pop. 1034)	nigra 2x (pop. 1068)	208	162	77,8	41,25	13920	2851	20,48
nigra 2x (pop. 1068)	jacea 2x (pop. 1034)	344	104	30,2	44,23	6859	964	14,05
B. jacea 4x (pop. 1187,1025)	nigra 4x (pop. 1057)	278	34	12,2	88,23	4169	381	9,13
nigra 4x (pop. 1057)	jacea 4x (pop.1187,1025)	330	114	34,5	84,21	8967	1128	12,58
C. jacea 2x (pop. 1034)	nigra 4x (pop. 1057)	210	10	4,7	0	pas de descendance		
nigra 4x (pop. 1057)	jacea 2x (pop. 1034)	194	1	0,5	0	pas de descendance		
jacea 4x (pop. 1187)	nigra 2x (pop. 1068)	236	44	18,6	27,27	1451	201	13,85
nigra 2x (pop. 1068)	jacea 4x (pop. 1187)	314	16	5,0	62,50	1589	241	15,16
D. jacea 2x (pop. 1034)	jacea 4x (pop. 1025)	679	86	12,6	26,7	966	31	3,2
jacea 4x (pop. 1025)	jacea 2x (pop. 1034)	437	40	9,1	90,0	621	38	6,1

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., diploïde de Peira-Cava (Alpes-Maritimes) population n° 1034.
- C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan, diploïde de Lyons-la-Forêt (Eure) population n° 1068.

Dans ces deux séries de croisements le taux de fécondité (rapport entre le nombre d'akènes formés et le nombre de fleurs pollinisées) est nettement supérieur à celui que l'on peut observer en fécondation libre chez chacun des deux parents (Tableaux XIII et XIV, pages 142 et 143). En F_1, ces hybrides sont normalement fertiles : leur fertilité n'est pas aussi élevée, en fécondation libre, que celle des parents, mais elle est, cependant, bien supérieure à celle de la majorité des hybrides infraspécifiques de C. jacea L. (Tableau XIV, D, page 143).

Nous avons en effet effectué des essais de croisements entre C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan de la population n° 1068 (Lyons-la-Forêt, Eure) et C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. diploïdea Guin. de la population n° 1141 (Pic Baudon, Alpes-Maritimes) : leurs résultats sont comparables à ceux que l'on avait obtenu lors des croisements entre les populations n° 1034 et n° 1068.

Actuellement, les variétés diploïdes croisées ont des aires de distribution géographique allopatriques ou qui pourraient, dans leurs limites, arriver en contact au Sud de la zone alpine et dans les Apennins (Fig. 60).

En effet, nous avons vu que C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. est un taxon atlantique dont l'aire couvre la majeure partie de la France sauf le Sud-est. M. GUINOCHET (1957) signale son représentant diploïde dans l'Isère et en Haute-Loire. Nous l'avons récolté dans la Seine-Maritime (Isneauville, population n° 633) et dans l'Eure (Lyons-la-Forêt, population n° 1068).

Par contre, l'aire du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli est périméditerranéenne et les variétés diploïdes y sont très localisées dans les Alpes-Maritimes, les Apennins et les Alpes piémontaises. En France, les deux taxons diploïdes sont donc isolés géographiquement, ce qui permet leur maintien. Cet isolement pourrait ne plus être réalisé en Italie, particulièrement dans les Apennins et le Tessin où J. ARENES (1957) signale le

C. nemoralis Jordan : nous n'avons pas récolté ce taxon dans ces régions. Nous pensons, avec FIORI et PAOLETTI (1903) qu'il s'agit plutôt d'un hybride jacea X uniflora puisque ces plantes sont décrites avec de grandes fleurs rayonnantes semblables à celles que possède la sous-section Phrygiae Boiss.

De toute façon, les croisements précédents montrent que les génomes des taxons jacea 2x et nemoralis 2x ne sont pas très différents ; la fertilité des hybrides ainsi que l'examen de leurs méioses polliniques prouvent qu'il n'existe entre eux aucune incompatibilité majeure. Ces faits interviendraient en faveur du regroupement de C. jacea L. et C. nigra L. en une vaste espèce collective telle qu'elle avait été conçue par J. BRIQUET (1931) bien que cet auteur ne parle pas du C. nemoralis Jord., taxon qui n'existait pas dans sa dition.

b) Les croisements réalisés au niveau tétraploïde donnent de moins bons résultats que les précédents (Tableau XIV, B, page 143). Ils font intervenir :

- C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab., tétraploïde de Thorenc (Alpes-Maritimes) population n° 1187
- C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler, tétraploïde de Wimereux (Pas-de-Calais) population n° 1057.

Les hybrides obtenus sont aussi fertiles que les hybrides réalisés au niveau diploïde.

Nous avons vu que ces deux taxons ont, en France et en Europe occidentale, des aires de répartition géographique sympatriques (Fig. 61) De plus, nous les avons récoltés dans des groupements végétaux similaires appartenant à l'Arrhenatherion.

En conséquence, la probabilité de rencontrer des hybrides de ce type dans la nature est extrêmement grande. E. M. MARSDEN-JONES et W. B. TURRILL (1954) les ont étudiés en Grande-Bretagne, A. SAARISALO-TAUBERT (1966) en Scandinavie. Ils forment cette majorité d'échantillons que l'on a tant de mal à rapporter au C. jacea L. ou au C. nigra L.

c) Parmi les croisements réalisés entre niveaux de ploïdie différents les résultats sont variables.

Les croisements entre C. nigra L. ssp. nemoralis Jord., diploïde (population n° 1068) et C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina

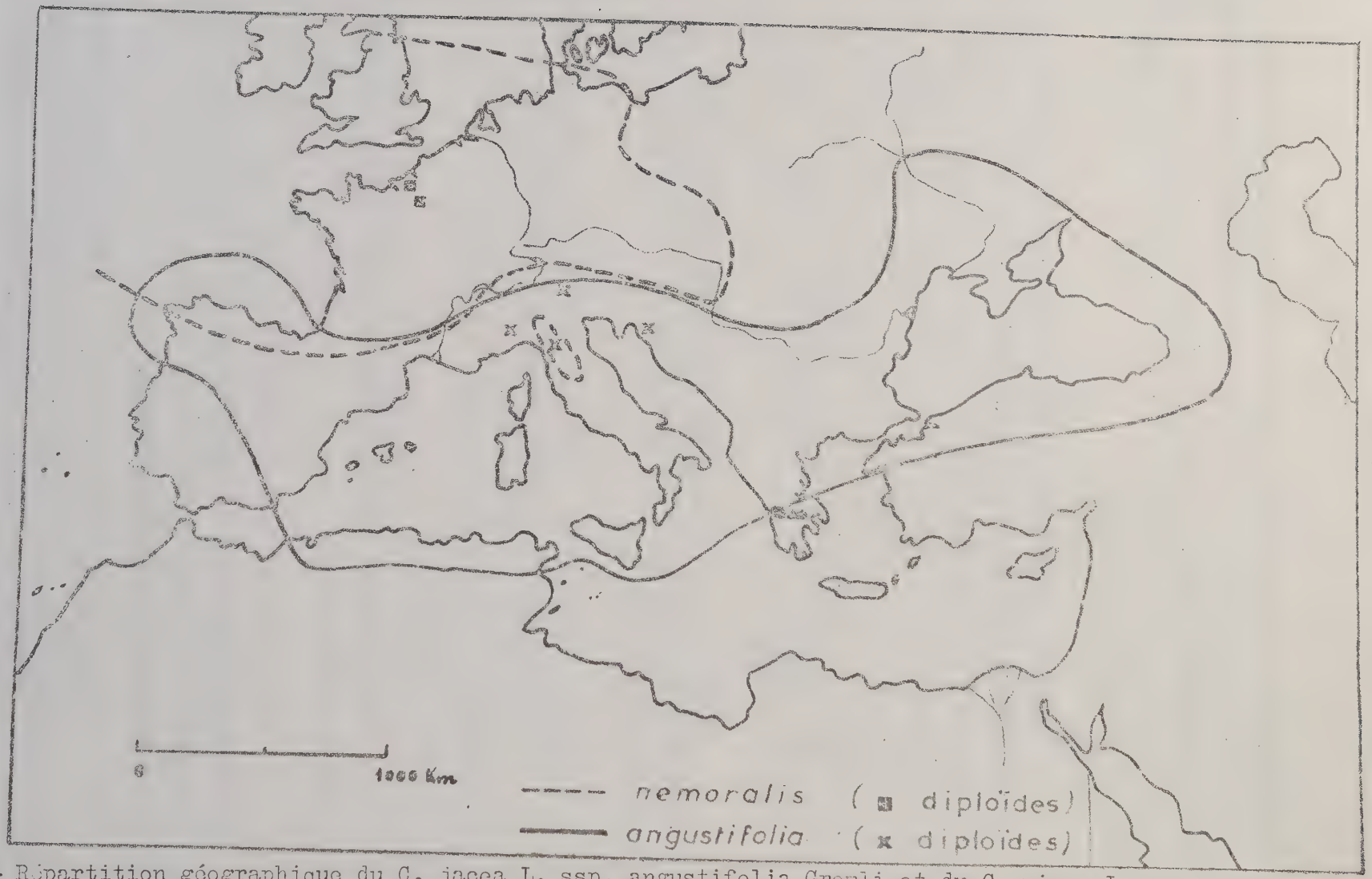
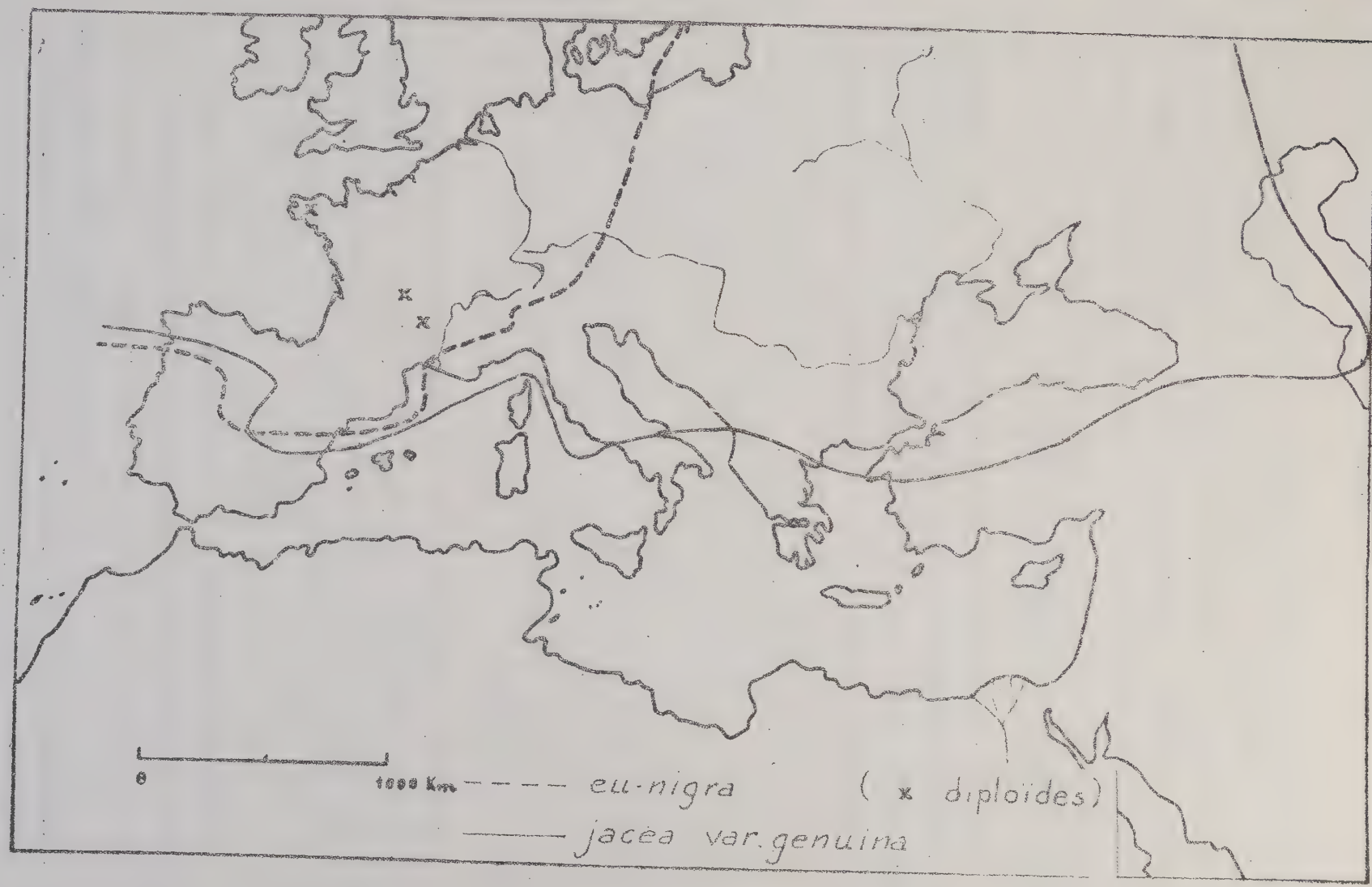


Fig. 60 - Répartition géographique du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et du C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. (d'après J. ARENES, 1957). Sur ce tracé on a noté l'emplacement des populations diploïdes d'après nos prospections personnelles.

Fig. 61 - Répartition géographique du C. nigra L. ssp. eu-nigra Jugler et du C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. (d'après J. ARENES, 1957). Sur ce tracé nous avons noté l'emplacement des populations diploïdes d'après nos prospections personnelles.



tétraploïde (population n° 1187) et inversement donnent une descendance moins abondante que les deux séries de croisements précédents. Parmi les hybrides de première génération, on distingue une majorité d'individus fertiles, ce qui compense en quelque sorte la pauvreté de la F_1 (Tableau XIV, C, page 143). Etant donné les groupements d'origine de ces plantes et leur localisation géographique, leur hybridation naturelle est plus que probable.

Par contre, les croisements entre C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler tétraploïde (population n° 1057) et C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli diploïde (population n° 1034) n'ont, à ce jour, donné aucune descendance (Tableau XIV, C, page 143). Il semble donc qu'il existe une barrière d'ordre génétique interdisant les échanges entre ces deux taxons. Il s'agit de savoir si cette barrière est due à une différence de ploïdie ou, au contraire, à une différence génique. Il faudrait pour cela pouvoir croiser entre elles les variétés diploïdes du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et du C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler. Nous n'avons pas encore pu réaliser ces croisements à cause des périodes de floraison non concomitantes de ces taxons : C. jacea L. est, en effet, à floraison estivale et C. nigra L. à floraison printanière.

Néanmoins, à la lumière de ces hybridations expérimentales, nous pouvons considérer que C. jacea L. et C. nigra L. sont très proches génétiquement : c'est vraisemblablement là l'origine de la multitude de formes décrites entre les deux taxons par de nombreux auteurs.

Cependant, des différences de fertilité observées lors des croisements réalisés, ainsi que certaines incompatibilités, nous incitent à penser que, dans le complexe jacea-nigra, les types morphologiques extrêmes sont formés par les cytotypes diploïdes du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. et var. diploïdea Guin. et du C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan et ssp. eu-nigra Gugler (Fig. 59, A). Entre ces différents cytotypes, à aire réduite et isolés les uns des autres, soit géographiquement, soit génétiquement, il existe une chaîne polyploïde dont l'hybridation, par maillons successifs, relie l'un ou l'autre des extrêmes diploïdes.

Parmi les hybrides tétraploïdes formés, deux grandes lignées peuvent être observées :

La première serait formée par C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et par C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. à port grêle, à feuilles étroites et aranéeuses, la seconde serait formée par C. jacea L. ssp. jacea Gremli et par C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler à port plus trapu, feuilles larges et plus ou moins velues.

A l'intérieur de chacune de ces deux lignées, les échanges sont très aisément réalisés et même favorisés par rapport à ceux que nous avions pu noter à l'intérieur du C. jacea L. sensu stricto. Nous retrouvons ce phénomène aussi bien au cours de la première génération d'hybrides que dans les générations ultérieures (F_1 et F_2). Par contre, entre les deux lignées susdites, les échanges sont, soit moins aisément réalisés, soit complètement nuls. C'est ce qui explique que l'on retrouve bien deux orientations différentes, chez les intermédiaires décrits : types fimbriés dans le ssp. angustifolia Gremli (= amara L.) bien distincts des types fimbriés du ssp. jacea Gremli proprement dit.

Si l'on envisage sous cet angle le problème du C. pratensis Thuill. on note que ce taxon représente, pour la grande majorité de ses populations, un chaînon morphologique tétraploïde entre le C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. (4x) et le C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler ainsi que le montre la figure 59, A. On note aussi la dualité de ce taxon en formes à feuilles étroites et petits capitules [ssp. microptilon (Gr.) Ry] et en forme à feuilles larges et gros capitules (ssp. pratensis Gremli). Il semble, après cette étude, que le ssp. pratensis Gremli pourrait dériver du C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler et le ssp. microptilon (Gren.) Ry. du C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. L'appation des fleurs rayonnantes du C. pratensis Thuill. se ferait soit au cours d'échanges de gènes entre C. nigra L. et C. jacea L., soit par des mutations dans des populations de C. nigra L. (Fig. 67).

2. La sous-section Phrygiae Boiss.

Dans cette série d'expériences, nous avons cherché à connaître les relations qui pouvaient exister entre C. jacea L. sensu stricto d'une part, et quelques taxons de la sous-section Phrygiae Boiss., d'autre part.

La biologie des taxons utilisés au cours de ces expériences est consignée dans le tableau XV ci-après :

TABLEAU XV

Taxon	2 n Chromosomes	vivace ou bisannuelle	Essais d'autofécondations			Fécondations libres		
			Nbre de fleurs pollinisées a	Nbre d'akènes obtenus b	Fécondité : b/a	Nbre de fleurs pollinisées a	Nbre d'akènes obtenus b	Fécondité : b/a
C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (pop. 1159,1034)	22	vivace	580	1	0,17%	424	238	56,13%
C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm.& Grab. (pop. 1025,1187,1139)	44	vivace	2520	11	0,42%	1568	689	43,94%
C. uniflora Turra var. genuina Briq. (pop. 1035, 1065)	22	bisan.	683	18	2,64%	681	57	8,37%
C. nervosa Willd. (pop. 1155	22	bisan.	1633	0	0	903	5,50	8,59%
C. pectinata L. (pop. 1213)	22	vivace	908	0	0	506	60	11,85%

Tableau montrant le mode de reproduction de trois taxons de la sous-section Phrygiae Boiss., comparé avec celui de deux taxons de la sous-section Eujaceae Boiss. Ces taxons sont ceux qui ont été utilisés dans les expériences de croisements réalisés entre les deux sous-sections (voir tableau XVI)

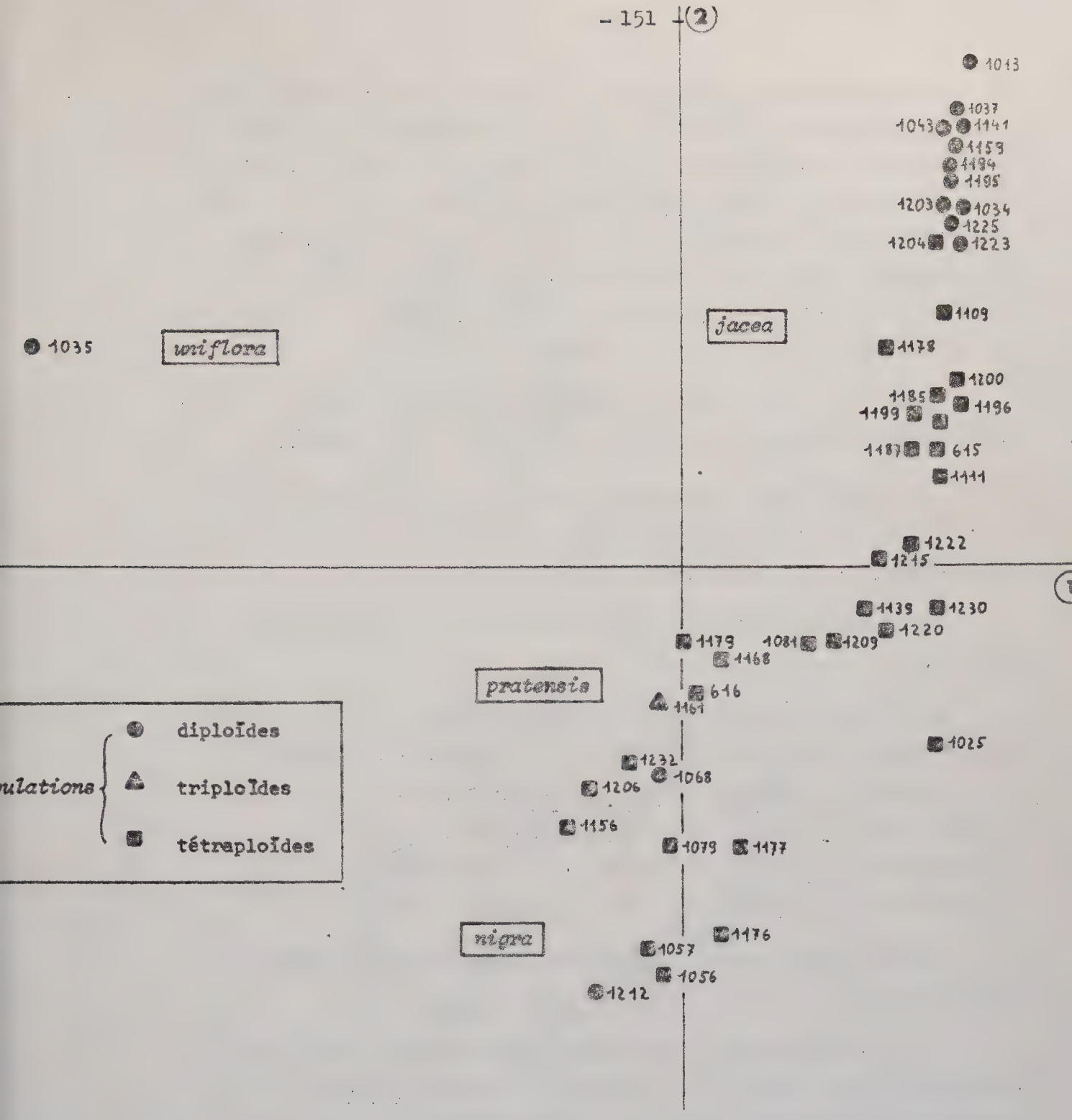


Fig. 62 - Diagramme obtenu par analyse factorielle des correspondances avec les axes M_1 et M_2. Les populations utilisées dans ce calcul appartiennent à la sous-section Eujaceae Boiss. (C. jacea L., C. nigra L. et C. pratensis Thuill.) et à la sous-section Phrygiae Boiss. (C. uniflora Turra). Les nombres indiquent les différentes populations ; pour leur signification, voir page 225.

Les différences morphologiques constatées empiriquement entre les deux sous-sections étudiées ont été confirmées par une analyse factorielle des correspondances. Le diagramme des populations (Fig. 62) montre surtout que le C. uniflora Turra (population n° 1035) est placé à peu près à égale distance des différentes populations du C. jacea L., du C. pratensis Thuill. et du C. nigra L. Il semblerait d'ailleurs qu'il soit plus proche des C. jacea L. que des C. nigra L. bien que possédant les écailles pectinées des seconds.

Nous avons donc orienté l'étude expérimentale de façon à comparer C. jacea L. à chacun des taxons de la sous-section Phrygiae.

Pour des raisons d'ordre matériel, nous n'avons pas encore pu réaliser tous les croisements projetés, en particulier les croisements entre C. nigra L. et C. uniflora Turra.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau XVI, page 154.

Parmi les 12 séries de croisements effectués, quatre ont fourni une première descendance F_1 (Tableau XVI, page 154). Ce sont :

- le croisement C. jacea L. 4x X C. uniflora Turra 2x
- le croisement C. jacea L. 4x X C. pectinata L. 2x
- le croisement C. uniflora Turra 2x X C. jacea L. 2x
- le croisement C. pectinata L. 2x X C. Jacea L. 2x

Nous remarquerons que les résultats peuvent être classés en deux catégories :

a) Croisements entre tétraploïdes et diploïdes : deux séries d'expériences ont donné une F_1, uniquement lorsque C. jacea L. 4x a été utilisé comme parent maternel. La descendance obtenue est triploïde à 2n = 33 chromosomes (Fig. 63, A) et stérile. Nous laisserons momentanément de côté ces deux séries d'expériences.

b) Croisements entre diploïdes : deux séries d'expériences ont aussi donné une F_1 mais, seulement, lorsque C. jacea L. 2x a été utilisé comme parent paternel. La F_1 obtenue est diploïde à 2n = 22 chromosomes (Fig. 63, B) et fertile.

- croisement C. uniflora Turra X C. jacea L.

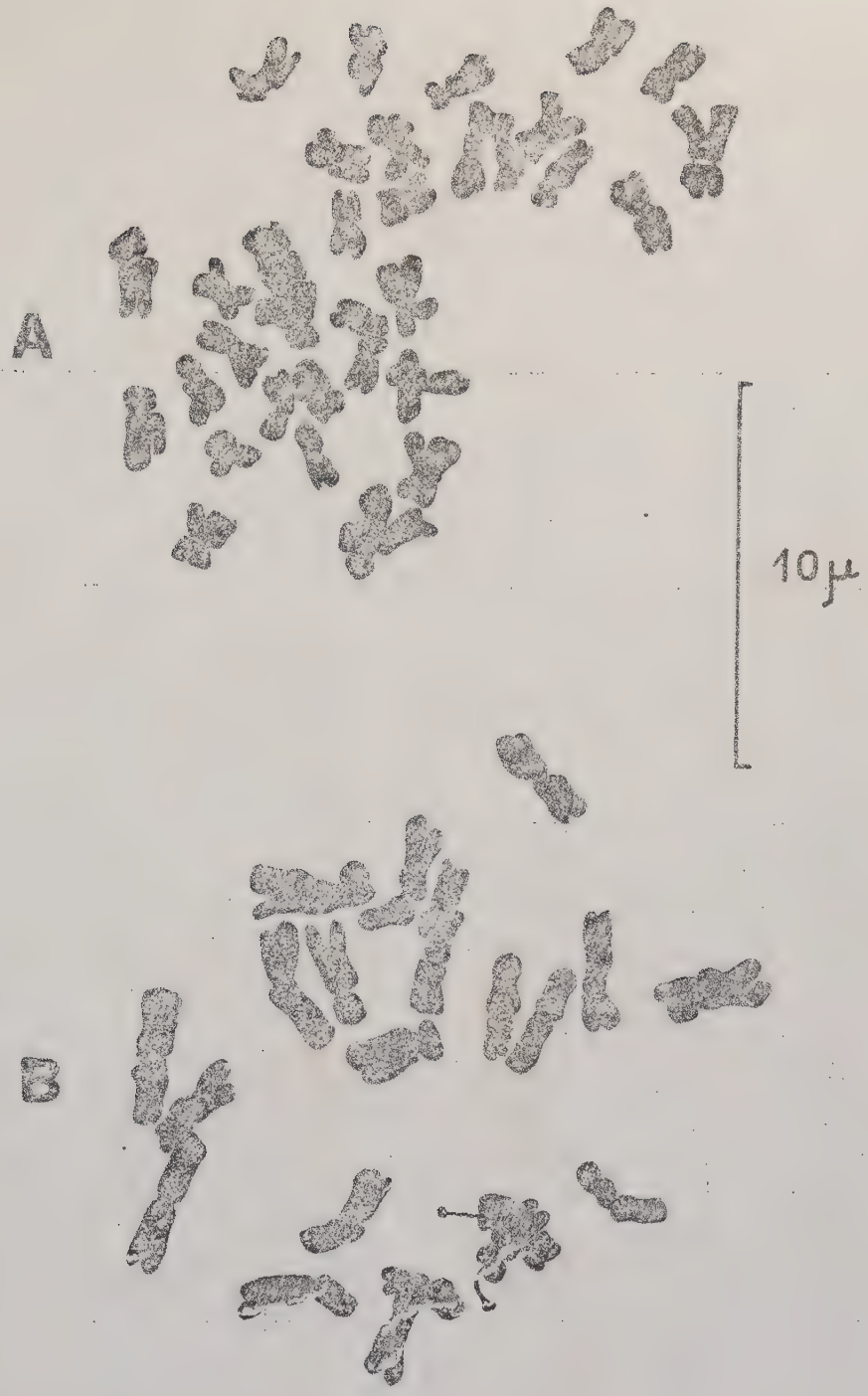


Fig. 63 - Plaques métaphasiques (écrasements de racines colorés à l'orcéine acétique) montrant :

A.- 2n = 33 chromosomes chez l'hybride F_1 de C. jacea L. 4x X C. uniflora Turra,

B.- 2n = 22 chromosomes chez l'un des hybrides F_1 de C. uniflora Turra X C. jacea L. 2x.

TABLEAU XVI

Essais de croisements entre les taxons suivants		Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	% de fécondité b/a	% de germination	Fertilité F_1 - : stérile + : fertile
parent ♀	parent ♂					
Jacea 4x	uniflora 2x	270	5	1,85	20	-
uniflora 2x	Jacea 4x	243	54	22,2	0	pas de F_1
Jacea 2x	uniflora 2x	244	12	4,93	0	pas de F_1
uniflora 2x	Jacea 2x	324	25	7,71	44	+
Jacea 4x	nervosa 2x	224	0	0		pas de F_1
nervosa 2x	Jacea 4x	284	16	5,63	0	pas de F_1
Jacea 2x	nervosa 2x	246	7	2,85	0	pas de F_1
nervosa 2x	Jacea 2x	355	0	0		pas de F_1
Jacea 4x	pectinata 2x	336	0	0		pas de F_1
pectinata 2x	Jacea 4x	180	44	24,44	9	-
Jacea 2x	pectinata 2x	328	0	0		pas de F_1
pectinata 2x	Jacea 2x	200	40	20	11	+

Tableau des croisements réalisés dans la sous-section Phrygiae Boiss.

Tableau XVI - Les taxons utilisés dans les croisements sont :

- Jacea 2 x : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (Pop. n° 1034)
- Jacea 4 x : C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. (Pop. n° 1025)
- Uniflora 2 x : C. uniflora Turra var. genuina Briq. (Pop. n° 1035,1065)
- Nervosa 2 x : C. nervosa Willd. (population n° 1155)
- Pectinata 2 x : C. pectinata L. var. supina (Jd.) Gaut. (Pop. n° 1213)

Nous avons utilisé les mêmes populations pour les différents croisements et leurs inverses afin de faciliter les comparaisons dans la descendance.

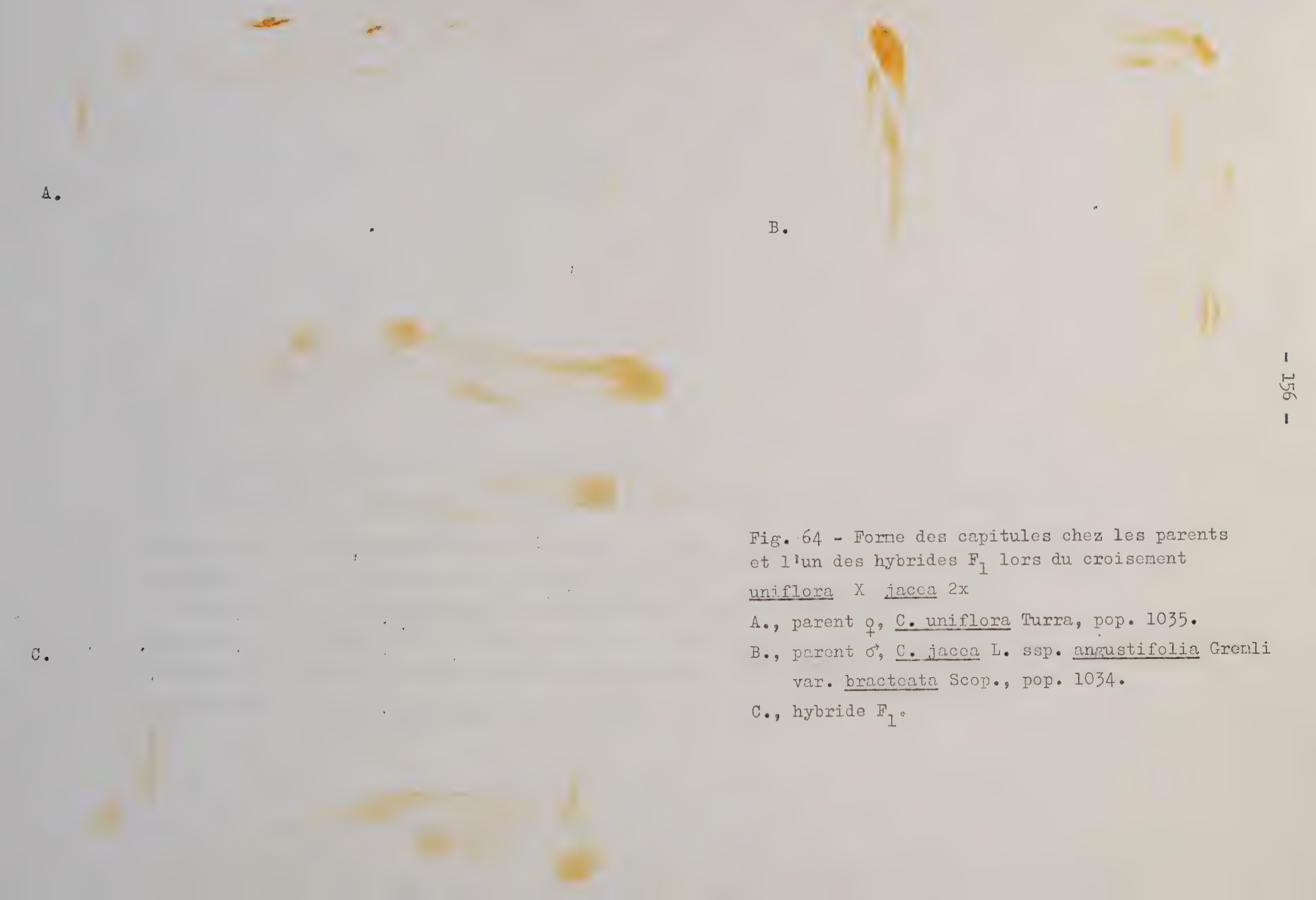


Fig. 64 - Forme des capitules chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement uniflora X jacea 2x

A., parent ♀, C. uniflora Turra, pop. 1035.

B., parent ♂, C. jacea L. ssp. angustifolia Grenli var. bracteata Scop., pop. 1034.

C., hybride F_1.

Nous avons utilisé pour réaliser ces croisements :

- C. uniflora Turra var. genuina Briq. (population n° 1035)
- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (population n° 1034).

Nous avons obtenu une F_1 de 11 pieds : cette proportion est faible si l'on considère le nombre de fleurs croisées (324 fleurs). La F_1 présente des caractères intermédiaires entre ceux des deux parents pour la forme des appendices des écailles (Fig. 64) et pour les possibilités d'autofécondation. D'autre part, tous ces pieds sont morts après la floraison, ils sont donc bisannuels et ressemblent au parent ♀ pour ce caractère.

A la F_2, obtenue par autofécondation de la F_1, nous avons récolté 25 akènes qui n'ont donné que 10 pieds fleuris. Ces individus sont tous à 2n = 22 chromosomes et se répartissent morphologiquement en quatre types (Fig. 65) :

- Type 1 semblable au parent ♂, C. jacea L. : 1 pied,
- Type 2 intermédiaire entre le parent ♂ et les individus de la F_1 : 3 pieds,
- Type 3 semblable aux individus de la F_1 : 4 pieds,
- Type 4 intermédiaire entre les individus de la F_1 et le parent ♀, C. uniflora Turra : 2 pieds.

Enfin, il manque le type 5 qui correspondrait au parent ♀, C. uniflora. Cette absence est vraisemblablement due au petit nombre de descendants obtenus au cours des croisements, provoqué par l'autostérilité partielle de la F_1 : les difficultés de floraison des hybrides et les exigences écologiques très strictes des parents et hybrides utilisés en culture.

L'examen morphologique des hybrides nous montre que la forme pectinée des appendices commence par les écailles de la base du capitule et envahit peu à peu toutes les écailles jusqu'au sommet, sauf pour les écailles les plus internes qui restent entières (Fig. 65, A3). D'autre part, à un niveau donné, c'est toujours le sommet de l'appendice qui commence par être pectiné avant les côtés (Fig. 65, A2) : le caractère pectiné gagne peu à peu les marges, puis la base de l'appendice.

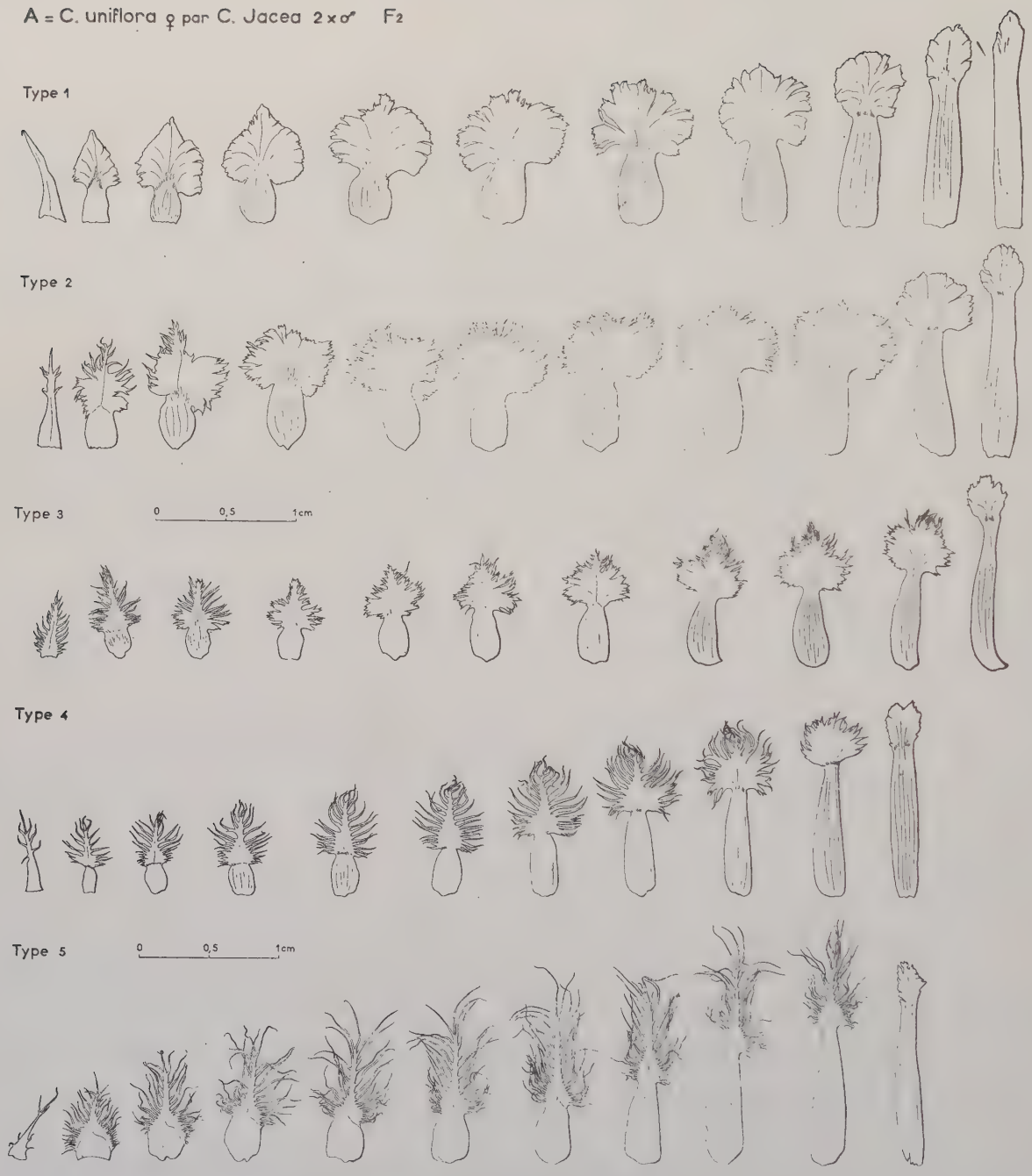


Fig. 65 – Forme des écailles d'une hélice foliaire prise sur un capitule terminal de chacun des hybrides (sur une même ligne, à gauche écailles de la base, à droite écailles du sommet du capitule).

A. F_2 de C. uniflora Turra ♀ X C. jacea L. diploïde ♂, avec 5 types morphologiques.

Bien qu'encore incomplets, nos résultats suggèrent qu'on n'a pas simplement affaire à du monohybridisme : il y aurait donc au moins deux gènes qui agiraient sur la forme pectinée des écailles. Considérons par exemple deux gènes à action cumulative A et B, agissant tous deux de telle façon que l'homozygote dominant AABB soit à appendices des écailles entièrement pectinés, et que l'homozygote récessif aabb possède des appendices entiers. Si nous envisageons le croisement entre ces deux sortes de plantes homozygotes, à la génération F_1 tous les descendants seront hétérozygotes AaBb et présenteront des appendices des écailles intermédiaires à ceux des deux parents. A la F_2, obtenue par autofécondation de la F_1, il y aura 4 types de gamètes ♀ et 4 types de gamètes ♂, donc 16 combinaisons possibles pour A,a,B,b. Si nous considérons, non plus les combinaisons géniques, mais les doses de A ou B, gènes dominants par rapport aux doses de a ou b, gènes récessifs, nous aurons :

- 1 individu avec 0 dose de A ou B
- 4 individus avec 1 dose de A ou B
- 6 " 2 " "
- 4 " 3 " "
- 1 " 4 " "

Les plantes qui possèderont 0 dose de A ou B auront des appendices entiers, celles, par contre, qui possèderont 4 doses de A ou de B auront des capitules à appendices entièrement pectinés. Si nous rapprochons nos résultats expérimentaux de ces chiffres théoriques, nous arrivons au tableau suivant :

TABLEAU XVII

Type morphologique	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4	Type 5
nombre de doses de A ou B	0	1	2	3	4
nombre de doses de a ou b	4	3	2	1	0
nombre d'individus théoriques	1	4	6	4	1
nombre d'individus expérimentaux	1	3	4	2	0

La différence entre résultats théoriques et expérimentaux ne peut être concluante puisque le petit nombre d'individus de chaque classe ne permet pas d'utiliser un test statistique valable ; on peut néanmoins tenir compte du tableau XVII qui fournit des indications précieuses quant à l'orientation de nos expériences futures.

Si, maintenant, nous considérons le croisement entre l'homozygote dominant AABB et un homozygote recessif tétraploïde aabbaabb : à la génération F_1 tous les descendants seraient hétérozygotes ababAB, et possèderaient donc 1 dose de A ou B pour 2 doses de a ou b. Du point de vue morphologique, ces hybrides se placeraient entre les types 2 et 3 du croisement précédent. Or, nous avons réalisé un tel croisement entre C. jacea L. tétraploïde et C. uniflora Turra (Tableau XVI, page 152) et la forme des appendices des écailles, dessinée dans la figure 65, B, est bien intermédiaire entre celles des types expérimentaux représentés dans les figures 65, A2 et 65, A3.

Ce dernier résultat confirme qu'il y aurait bien au moins deux gènes qui agissent sur la forme pectinée des écailles dans le cas du Centaurea uniflora Turra. E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954) pensent que chez C. nigra L. "plusieurs paires de gènes, probablement au moins trois, sont impliqués dans la forme des appendices des écailles". Ce qui est très vraisemblable étant donné que le caractère pectiné, à lui seul, semble dépendre d'au moins deux gènes.

La présence d'hybrides fertiles entre les deux sous-sections permet de penser que celles-ci sont génétiquement voisines bien que morphologiquement fort distinctes. En effet, lorsqu'un même niveau de ploïdie, une localisation géographique et écologique le permettent, les échanges sont aisés et même favorisés par la présence de fécondation croisée obligatoire dans la plupart des taxons. Il pourrait donc se produire une certaine introgression, confirmée d'ailleurs par la présence de populations naturelles, intermédiaires morphologiquement, et difficiles à identifier.

Enfin, nous avons remarqué que les seuls hybrides fertiles entre les deux sous-sections résultaient de croisements réalisés au niveau diploïde, ce qui est en contradiction avec les résultats généralement admis (F. EHRENDORFER, 1962 ; B. DURAND, 1963 ; etc...) selon lesquels la fertilité augmente avec la polyploïdie.

D-PROBLEMES MORPHOLOGIQUES POSES DANS LA SECTION JACEA CASS.

Ces problèmes sont au nombre de deux . Le floriste désirant déterminer une Centaurée de cette section se trouve en effet confronté à deux caractères essentiels à la reconnaissance du taxon. Ces deux caractères sont :

- forme de l'appendice des bractées de l'involucre
- présence des fleurs rayonnantes

Etant donné les grandes possibilités d'hybridation qui existent dans cette section, nous l'avons vu, il est difficile de déceler celui d'entre ces caractères jouant un rôle prépondérant dans la diagnose des taxons. L'analyse numérique peut nous venir en aide à ce sujet.

a) Forme de l'appendice de l'écaille

Nous avons pu étudier le rôle de ce caractère dans la répartition des différents taxons en étudiant de très près sa répartition en fonction des autres caractères dans les diagrammes d'analyse factorielle des correspondances.

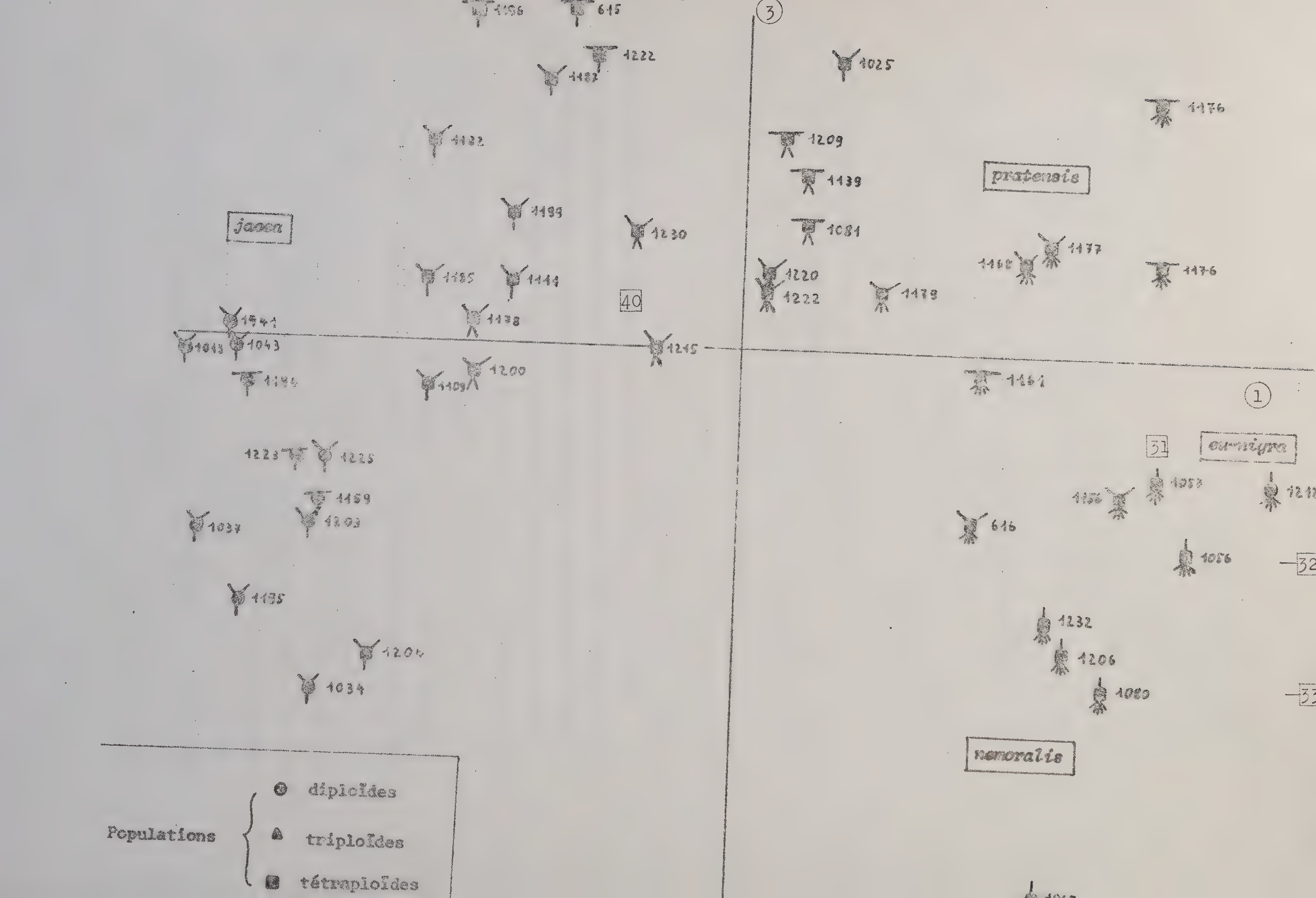
Sur l'un de ces diagrammes (Fig. 66), il est relativement facile d'isoler une série de populations présentant des appendices entiers : il s'agit de toutes les populations diploïdes du C. jacea L.

A l'opposé du diagramme, on peut aussi isoler des formes à appendices des écailles entièrement pectinés : il s'agit des populations du C. nigra L. et du C. pratensis Thuill.

Entre ces deux limites se trouve un nuage de populations tétraploïdes parmi lesquelles celles qui ont les appendices les moins pectinés se trouvent près des C. jacea L. diploïdes, et celles qui possèdent les appendices les plus pectinés se trouvent près de C. pratensis Thuill. et C. nigra L.

On pourrait parler d'un gradient qui est très bien reflété par le premier axe M_1 de l'analyse factorielle des correspondances réalisé avec toutes les populations de la sous-section Eujaceae Boiss.(Fig.66).

Il est bien évident que dans une classification fondée sur un tel caractère, s'il est relativement facile de rapporter les extrêmes du nuage central au C. jacea L. ou au C. pratensis Thuill., il est très difficile de savoir où placer certains intermédiaires. Lors de l'analyse de croisements expérimentaux à partir de C. uniflora Turra et de C. jacea L., nous avons vu que le caractère pectiné des écailles était vraisemblablement un caractère à allèles multiples avec notion de dose (voir page 160).


jacea
pratensis
eu-nigra
nemoralis
1025
1176
1209
1139
1081
1220
1222
1177
1230
1245
1200
1043
1223
1225
1459
1037
1135
1034
1232
1206
Populations
diploïdes
triploïdes
tétraploïdes

taille des fleurs rayonnantes	absentes	moyennes	grandes
	$\frac{R}{f} = 1$	$1,5 \leqslant \frac{R}{f} \leqslant 1,7$	$\frac{R}{f} \geqslant 1,8$

R = longueur des fleurs rayonnantes

f = " " " du centre

appendices des écailles	entiers	laciniés	frangés-pectinés	pectinés
	$0 < P \leqslant 1$	$1 < P < 4$	$4 \leqslant P < 7$	$7 \leqslant P \leqslant 9$

Fig. 66 - Diagramme obtenu par analyse factorielle des correspondances avec les axes M_1 et M_3. Ce diagramme est le même que celui de la figure 59 sur lequel ont été figurés la taille des fleurs rayonnantes (caractère n° 40) et la forme de l'appendice de l'écaille (caractères n° 31, 32, 33). Les nombres sont ceux des différentes populations utilisées dans le calcul (voir page 225). Pour le diagramme des caractères, voir Fig. 59, B, page 139).

Le diagramme donné par l'analyse factorielle des correspondances (Fig. 66) concorde parfaitement avec cette notion pour ce qui est de C. jacea L. et C. nigra L. Il reste bien entendu à prouver, par l'analyse génétique de la descendance d'un très grand nombre de croisements expérimentaux, les hypothèses que nous venons de formuler.

D'après la figure 66, le seul groupe de populations exempt de gènes "pectiné" est le groupe des C. jacea L. diploïdes. Or, ces Centaurées se croisent, nous l'avons vu, avec le groupe nigra. Il semble donc que ces populations Jacea diploïdes soient isolées d'une part par l'apomixie, faible mais néanmoins présente, mais aussi par leur écologie qui leur permet de se maintenir. Au contraire, les populations tétraploïdes montrent un arrangement des divers caractères qui correspond, à quelques points près, à une reproduction panmictique ce qui se traduit matériellement par un nuage continu.

b) Fleurs rayonnantes

Le cas des fleurs rayonnantes est extrêmement différent du précédent. Si l'on arrive à isoler du nuage général (Fig. 66) quelques populations ne présentant pas de fleurs rayonnantes, il est par contre impossible de déceler un gradient conforme au classement de l'ensemble des populations.

En effet, parmi toutes les populations à fleurs rayonnantes, il apparaît, sporadiquement, des populations à fleurs très rayonnantes, aussi bien chez C. jacea L. que chez C. pratensis Thuill. Ces populations à très grandes fleurs rayonnantes, signalées aussi par E.M. MARSDEN-JONES et W.B. TURRILL (1954), sont-elles dues à une mutation du caractère ou à une introgression à partir de taxons à fleurs du pourtour extrêmement grandes.

Remarquons que, dans la Section Jacea Cass., ce sont le C. nervosa Willd. et le C. uniflora Turra qui présentent les fleurs rayonnantes les plus grandes (rapport L/l = 2,33).

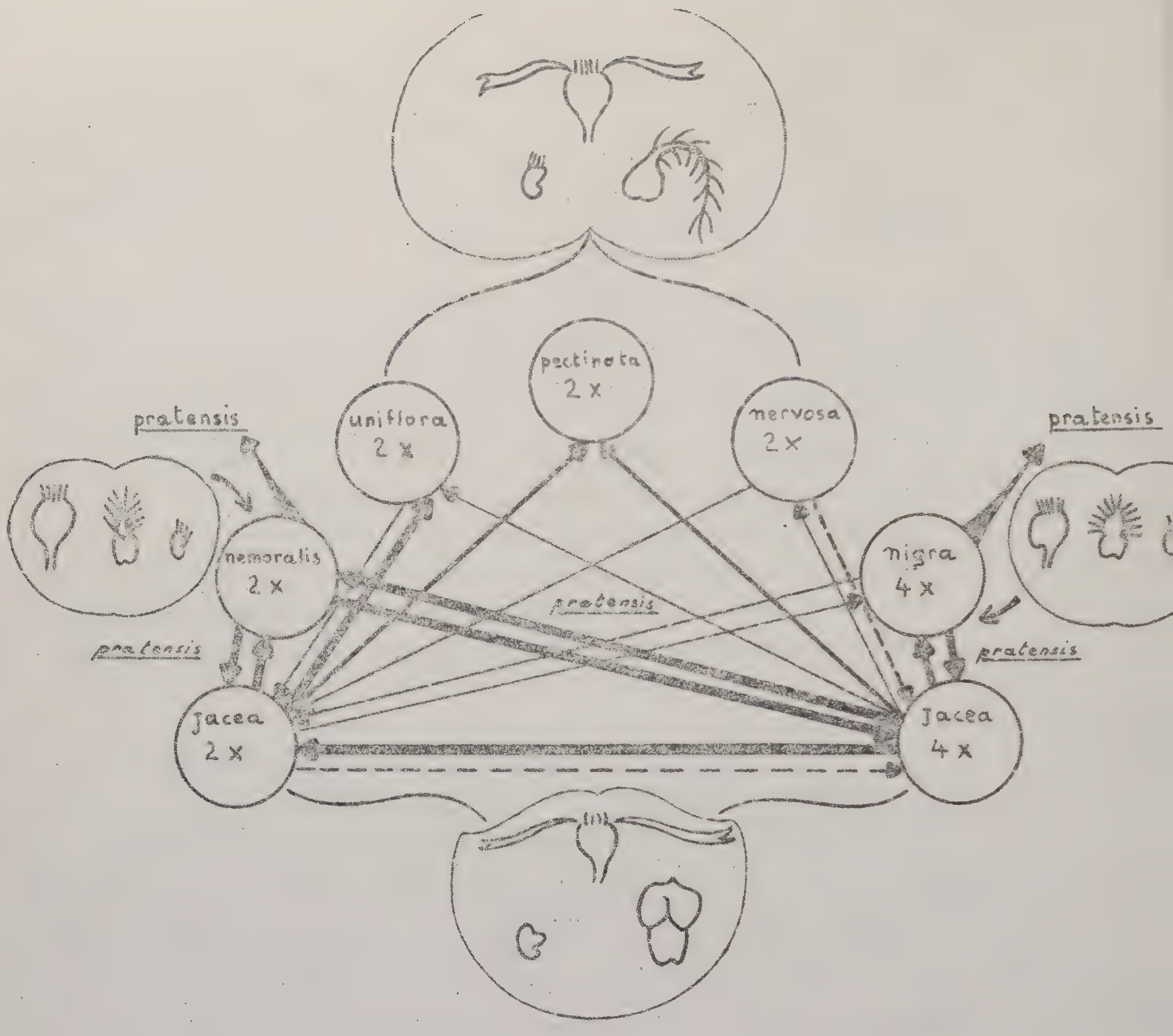
Or, nous avons montré que ces taxons se croisent avec C. jacea L. Il est donc très possible que certaines populations soient le résultat d'une pareille hybridation. Par exemple, la population n° 1161, triploïde, aisément rapportable au C. pratensis Thuill., à écailles pectinées et grandes fleurs rayonnantes

(rapport L/l = 2,10) a été récolté entre une population de C. nervosa Willd. diploïde et une autre de C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. tétraploïde. Le nombre de chromosomes triploïdes et la morphologie semblent indiquer que cette population à grandes fleurs rayonnantes est d'origine hybride.

Par ailleurs, nous avons montré page 126 que les caryogrammes des populations de C. pratensis Thuill. ssp. pratensis Gremli du Massif Central étaient proches de ceux des taxons uniflora-nervosa. Comme dans ces localités les populations de C. pratensis possèdent de très grandes fleurs rayonnantes, on pourrait penser aussi à une origine hybride à partir de taxons de la sous-section Phrygiae Boiss. Dans cette région, d'autre part, les populations qui sont en contact avec C. pectinata L. diploïdes sont des populations de C. nigra L. diploïdes, il est bien évident que leur produit devrait être diploïde, ce que l'on constate dans les populations du C. pratensis Thuill. du Massif Central.

En est-il de même pour toutes les populations du C. jacea L. à fleurs rayonnantes? Ces populations ne semblent pas d'origine hybride parce que, pour une grande partie d'entre elles, on n'y retrouve absolument pas le caractère écailles pectinées. Or, nous avons vu que les taxons de la sous-section Phrygiae sont tous à écailles pectinées. Il semble bien qu'il s'agisse là plutôt de mutations dans quelques populations, en général isolées (Fig. 66). Cette origine des fleurs rayonnantes permettrait d'expliquer l'apparition de quelques pieds à fleurs rayonnantes dans certaines populations de C. nigra L. ordinairement caractérisées par l'absence de telles fleurs, apparition que l'on retrouve dans une très faible proportion dans la descendance de croisements entre deux taxons nigra par exemple.

Si donc le caractère écailles pectinées a une certaine valeur de diagnose, le second caractère n'a, à notre avis, qu'une valeur infraspécifique, ne suffisant certainement pas à la diagnose exacte d'un taxon.



parent mâle ——————→ parent femelle

———— Seulement quelques hybrides occasionnels (Ex. graines pas germées)

- - - - - - Quelques restrictions dans la compatibilité (F_1 mais pas F_2)

←———— Pas de restrictions dans la compatibilité (F_1 et F_2). La largeur du t
est fonction de la fertilité en F_1.

Fig. 67 - Essais de croisements entre C. jacea L. sensu stricto et quelques taxons de la Section Jacea Cass.

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli (2x)
- C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm.& Grab.(4x)
- C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler(4x)
- C. nigra L. ssp. nemoralis Jord. (2x)
- C. uniflora Turra, C. nervosa Willd., C. pectinata L. (2x)

E- CONCLUSION A L'ETUDE DE LA SECTION JACEA CASS.

LE PROBLEME DU C. PRATENSIS THUILL.

La section Jacea Cass. forme un complexe morphologique dans lequel il est difficile d'isoler l'un ou l'autre des taxons décrits.

Deux sortes de cytotypes se partagent la section : diploïdes et tétraploïdes. Nous avons remarqué que chacun des taxons diploïdes possède une aire géographique relativement restreinte et des préférences écologiques différentes ; ils peuvent être répartis en trois zones géographiques :

- ceux qui sont liés aux massifs montagneux : C. uniflora Turra (Alpes du sud), C. nervosa Willd. (Alpes du nord et centrales), C. pectinata L (Massif Central).
- ceux du domaine méditerranéen : bracteata Scop., diploïdea Guin., Weldeniana Rchb.
- ceux du domaine atlantique : eu-nigra Gugler (Bretagne, Massif Central) nemoralis Jord. (Normandie, Picardie), debeauxii Gr. et G. (Charentes), rivularis Brot. (Espagne, Portugal), gueryi Maire (Maroc).

Enfin, il faut noter que pour ces taxons il y a concordance entre caryogrammes, groupement phytosociologique et répartition géographique.

Au contraire, les taxons tétraploïdes sont beaucoup plus nombreux, ont des aires de répartition géographique plus vastes et font preuve d'une tolérance écologique plus grande que celle des taxons diploïdes. Les différents taxons diploïdes sont donc reliés par un large complexe tétraploïde dont la variabilité est très importante ; elle représente tous les termes de passage et les recombinaisons des caractères des diploïdes : les tétraploïdes sont des allopolyploïdes.

Un certain nombre de taxons diploïdes et tétraploïdes s'hybrident facilement : ils sont à l'origine des intermédiaires innombrables qu'il est si difficile de classer.

La plupart des croisements expérimentaux que nous avons réalisés entre C. jacea L. et les différents taxons de la section montrent qu'une grande majorité des hybrides peuvent être rapportés au C. pratensis Thuill. En effet, ainsi que le montre la figure 67, les hybrides correspondent au type "écailles pectinées" et "fleurs rayonnantes" qui

caractérise le binôme C. pratensis. Ce taxon serait donc d'origine hybridogène.

Nous pensons que ce n'est pas là sa seule origine : en effet, nous avons observé que des individus à fleurs rayonnantes pouvaient apparaître ex-abrupto dans certaines populations du C. nigra L. qui, ordinairement, n'en possèdent pas. Il pourrait y avoir, dans ce cas, une mutation agissant sur le caractère présence-absence des fleurs rayonnantes. Les individus formés de cette façon correspondent aussi à la diagnose du C. pratensis Thuill. (fleurs rayonnantes et écailles pectinées). Cette origine possible est aussi indiquée dans la figure 67.

Il apparaît donc que le binôme C. pratensis Thuill. recouvre des entités taxonomiques extrêmement différentes, que laissaient supposer d'une part, la caryologie du taxon, d'autre part, sa distribution dans des groupements phytosociologiques anthropogènes et, enfin, son polymorphisme.

Par ailleurs, nous avons remarqué que les taxons diploïdes de la section Jacea Cass. se croisent aisément. Ce fait est en contradiction d'une part avec ce que nous avions observé lors des croisements infraspécifiques du C. jacea L. (voir pages 82, 102), d'autre part avec ce qui se passe chez d'autres taxons comme Achillea, Mercurialis annua, Festuca ovina..etc. Dans ces divers taxons, en effet, les possibilités d'hybridation augmentent avec le degré de polyploïdie : dans le cadre de toute la section Jacea on ne pourrait être aussi affirmatif.

RELATIONS DU C. JACEA L. SENSU-STRICTO AVEC QUELQUES TAXONS APPARTENANT A DES SECTIONS VOISINES

A. INTRODUCTION

La lecture des flores françaises et étrangères montre qu'il existe de nombreuses formes intermédiaires entre les diverses sections du genre Centaurea L., notamment entre les sections suivantes :

- 23, Jacea Cass.
- 33, Acrolophus Cass.
- 37, Calcitrapa Cass.
- 38, Mesocentron Cass.
- 41, Seridia Juss.

Si ces formes sont parfaitement décrites, nous n'avons, en général, aucune preuve de leur origine hybride et aucune certitude quant à leurs parents présumés. Or, les plantes supposées comme parents présentent de très grandes dissemblances, puisque classées dans des sections différentes. Elles diffèrent, en effet, par le nombre de base de leurs chromosomes (x = 8,9,10,11) M. GUINOCHET (1957), M. GUINOCHET et J. FOISSAC (1962), la laciniure de leurs feuilles, la forme de leurs capitules, leur ramification, leur mode de vie (annuelles, bisanuelles ou vivaces). Nous avons cependant remarqué que toutes ces plantes appartiennent au même type morphologique de pollen décrit par G. WAGENITZ (1955), pour le groupe Jacea L.

Nous y avons adjoint par la suite l'étude de la section 35, Acrocentron Cass. représentée en France par Centaurea scabiosa L. dont, selon G. WAGENITZ (1955), le type de pollen est différent. Ce taxon est si largement représenté en France que nous ne pouvions le laisser de côté dans cette étude.

En principe, nous avons toujours réalisé les croisements par rapport au C. jacea L. Cependant, lorsque la fréquence des hybrides cités, ou la bibliographie, nous y amenaient, nous avons quelquefois croisé les plantes de ces sections entre elles, élargissant ainsi nos résultats.

Nous nous sommes limitée dans cette étude à l'utilisation d'un taxon par section, deux lorsqu'il y avait de la tétraploïdie dans la section ; les taxons utilisés, les plus représentatifs de leur section.

dans notre pays, sont les suivants :

- Section 23, Jacea Cass. (C. jacea L. var. bracteata Scop. 2n=22
  (C. jacea L. var. genuina Wimm. et Grab. 2n=44

- Sect.33, Acrolophus Cass.(C. paniculata L. ssp.leucophea Jord. 2n=18
  (C. paniculata L. ssp.maculosa Lmk. 2n=18

- Sect.35, Acrocentron Cass.(C. scabiosa L. ssp.vulgaris Koch. 2n=20
  (C. scabiosa L. ssp.calcarea Jord. 2n=40

- Section 37, Calcitrapa Cass. : C. calcitrapa L. 2n=20

- Section 38, Mesocentron Cass. : C. solsticialis L. 2n=16

- Section 41, Seridia Juss. : C. aspera L. 2n=22

Les croisements entre ces différents taxons ont été regroupés dans le tableau XVIII, page 172.

Les résultats des croisements peuvent être classés en trois grandes catégories :

a) Les croisements qui n'ont jamais donné naissance à une descendance, ce qui prouve une incompatibilité totale entre les génomes des parents ; ce sont les croisements suivants :

- jacea 2x X scabiosa et l'inverse (tableau XVIII, E)
- jacea 4x X scabiosa et l'inverse (" ")

Il faut remarquer que les taxons scabiosa et jacea appartiennent à des groupes polliniques différents, et à des sections différentes.

Nous ne reviendrons pas sur ces croisements pour le moment.

b) Les croisements qui ont donné naissance à une F_1 stérile. Ce sont les croisements suivants :

- jacea 2x X aspera (tableau XVIII, A)
- jacea 2x X calcitrapa (tableau XVIII, B)
- jacea 4x X paniculata (tableau XVIII, C) et l'inverse

c) Les croisements qui ont donné naissance à une F_1, puis à une F_2 nombreuses et fertiles. Ce sont les croisements suivants :

- jacea 4x X aspera (tableau XVIII, A)
- jacea 4x X calcitrapa (tableau XVIII, B)
- jacea 4x X solsticialis (tableau XVIII, D)
- jacea 2x X paniculata (tableau XVIII, C)
- jacea 2x X solsticialis (tableau XVIII, D)

Remarques - Parmi tous les croisements qui ont donné une descendance, seul le croisement jacea 4x X paniculata a produit des hybrydes dans les deux sens. Ces hybrides sont tous stériles.

Tous les autres croisements donnent une descendance lorsque C. jacea L. est pris comme parent femelle.

B - CROISEMENTS AYANT DONNE UNE F_1 STERILE

1. Croisements C. jacea 2x X aspera

Des quatre séries de croisements que nous avons tentés, seuls ont donné une descendance F_1 stérile ceux qui faisaient intervenir C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli à 2n = 22 et C. aspera L. aussi à 2n = 22, ainsi que le montre le tableau XVIII. Ces deux taxons provenant, le premier des Alpes-Maritimes (pop. 1034), le second de Lagnes dans les Bouches-du-Rhône (pop. 480).

Tous les akènes ont germé (100% de germination). La mortalité des hybrides intervient ultérieurement, entre le repiquage que nous avons effectué en Novembre et le printemps suivant. Elle atteint 45% des germinations et surtout les germinations tardives ou les pieds présentant des anomalies morphologiques. Ceci semblerait indiquer que, seules les combinaisons génétiquement stables, seraient conservées.

Il faut cependant noter que les hybrides obtenus sont vivaces, résistants quand ils ont réussi à se maintenir au moment de la germination et, qu'en culture au jardin depuis 1963, ils ont refleuri tous les ans jusqu'à ce jour.

Nous en avons étudié la morphologie comparativement à celle des deux parents.

Morphologie foliaire.

Les feuilles du parent jacea sont toutes entières, oblancéolées et petiolées dans la rosette, linéaires au sommet de la tige florifère

TABLEAU XVIII

Essais de croisements entre les taxons suivants				Nbre de fleurs pollinisées : a	Nbre d'akènes obtenus b	% de fécondité b/a	% de germination	Fertilité de la F_1 - : stérile + : fertile
parent ♀	2n	parent ♂	2n'					
A. jacea 2x (pop. 1034)	22	aspera 2x (pop. 480)	22	368	42	11,4	100	-
aspera 2x (pop. 480)	22	jacea 2x (pop. 1034)	22	324	0	0		pas de F_1
jacea 4x (pop. 1025)	44	aspera 2x (pop. 480)	22	256	4	1,5	100	+
aspera 2x (pop. 480)	22	jacea 4x (pop. 1025)	44	266	4	1,5	0	pas de F_1
B. jacea 2x (pop. 1034)	22	calcitrapa 2x (pop. 1147)	20	256	184	72	87	-
(pop. 1141)		(pop. 1147)		378	154	40,7	66,2	-
calcitrapa 2x (pop. 1147)	20	jacea 2x (pop. 1034)	22	256	4	1,5	0	pas de F_1
jacea 4x (pop. 1025)	44	calcitrapa 2x (pop. 1147)	20	252	4	1,5	100	+
calcitrapa 2x (pop. 1147)	20	jacea 4x (pop. 1025)	44	232	0	0		pas de F_1
C. jacea 2x (pop. 1034)	22	leucophaea 2x (pop. 1126)	18	845	180	21,3	41,3	+
leucophaea 2x (pop. 1126)	18	jacea 2x (pop. 1034)	22	436	0	0		pas de F_1
jacea 4x (pop. 1025)	44	maculosa 2x (pop. 1038)	18	278	58	21,3	38	-
maculosa 2x (pop. 1038)	18	jacea 4x (pop. 1025)	44	208	18	8,6	67	-

D. jacea 2x (pop. 1034)	22	solsticialis 2x (pop. 484)	16	262	22	8,3	50	+
solsticialis 2x (pop. 484)	16	jacea 2x (pop. 1034)	22	248	0	0		pas de F_1
jacea 4x (pop. 1025)	44	solsticialis 2x (pop. 484)	16	310	120	3,8	13,5	+
solsticialis 2x (pop. 484)	16	jacea 4x (pop. 1025)	44	296	0	0		pas de F_1
E. jacea 2x (pop. 1034)	22	scabiosa 4x (pop. 1104)	40	256	0	0		pas de F_1
scabiosa 4x (pop. 1104)	40	jacea 2x (pop. 1034)	22	170	2	1,1	0	pas de F_1
jacea 4x (pop. 1025)	44	scabiosa 4x (pop. 1104)	40	137	0	0		pas de F_1
scabiosa 4x (pop. 1104)	40	jacea 4x (pop. 1025)	44	236	0	0		pas de F_1

Tableau de croisements réalisés entre C. jacea L. et quelques taxons appartenant à des sections voisines. Les taxons utilisés sont :

jacea 2x : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop.(pop. 1034) et var. diploïdea Guin. (pop. 1141)

jacea 4x : C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab.(pop. 1025)

aspera 2x : C. aspera L.(pop. 480)

calcitrapa 2x : C. calcitrapa L. (pop. 1147)

leucophaea 2x : C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav. (pop. 1126)

maculosa 2x : C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk. (pop. 1038)

scabiosa 4x : C. scabiosa L. ssp. communis Briq. var. calcarea Jord.(pop. 1104)

solsticialis 2x : C. solsticialis L. (pop. 484)

(Fig. 23, page 38). Au contraire, celles du parent aspera sont lobées épineuses dans la rosette et pennatipartites (les divisions atteignent presque la nervure médiane), auriculées et embrassantes sur la tige florifère (Fig. 68).

Les hybrides ont tous des feuilles au moins lobées à la base et linéaires pinnatifides sur la tige florifère. C'est donc un caractère intermédiaire pour l'appareil foliaire mais, au lieu que la découpure des feuilles s'accentue de la base vers le sommet de la tige comme chez le parent aspera, la découpure des feuilles des hybrides, au contraire, diminue de la base vers le sommet. Il faut voir là, à notre avis, une influence du parent ♀ jacea (Fig. 69).

Ramification.

Le parent jacea 2x (voir partie morphologique) possède un port en touffe typique avec la première année: un axe principal, des axes secondaires répétant l'organisation de l'axe principal et une floraison centripète. Les axes secondaires sont très allongés et jamais ou très rarement ramifiés, ce qui donne à la plante un port grêle et élancé(Fig.30 III).Les années suivantes, l'axe principal est remplacé par des rejets axillaires issus de la rosette : ces rejets répètent l'organisation de l'axe principal de la première année.

Le parent aspera a un port buissonnant, rampant, obtenu par la combinaison de 2 caractères : augmentation de la ramification (jusqu'au 3ème et 4ème ordre) pour les rameaux latéraux et augmentation de la taille des rameaux secondaires par rapport à celle de l'axe principal.

Le système de perennance est le même que celui de C. jacea L. Les rejets axillaires de la rosette remplacent l'axe principal à la fin de la 1ère année de floraison.

Chez les hybrides, on retrouve le port en touffe et la perennance est réalisée comme chez chacun des 2 parents. La ramification tend à se compliquer comme chez C. aspera L., c'est-à-dire que les rameaux secondaires sont ramifiés et la ramification peut atteindre le 3ème ordre, mais ce caractère n'est pas suivi comme chez C. aspera L. d'un allongement de l'axe principal (Fig. 70).

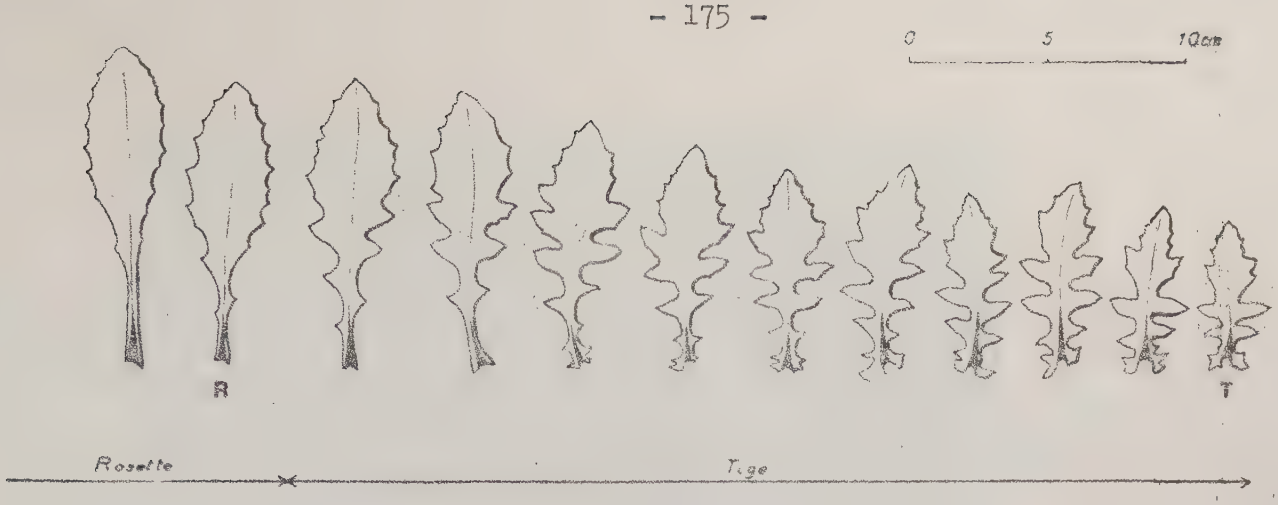


Fig. 68 - Feuilles successives chez C. aspera L. : seules les dernières feuilles de la rosette ont été représentées. R et T sont les feuilles de référence.

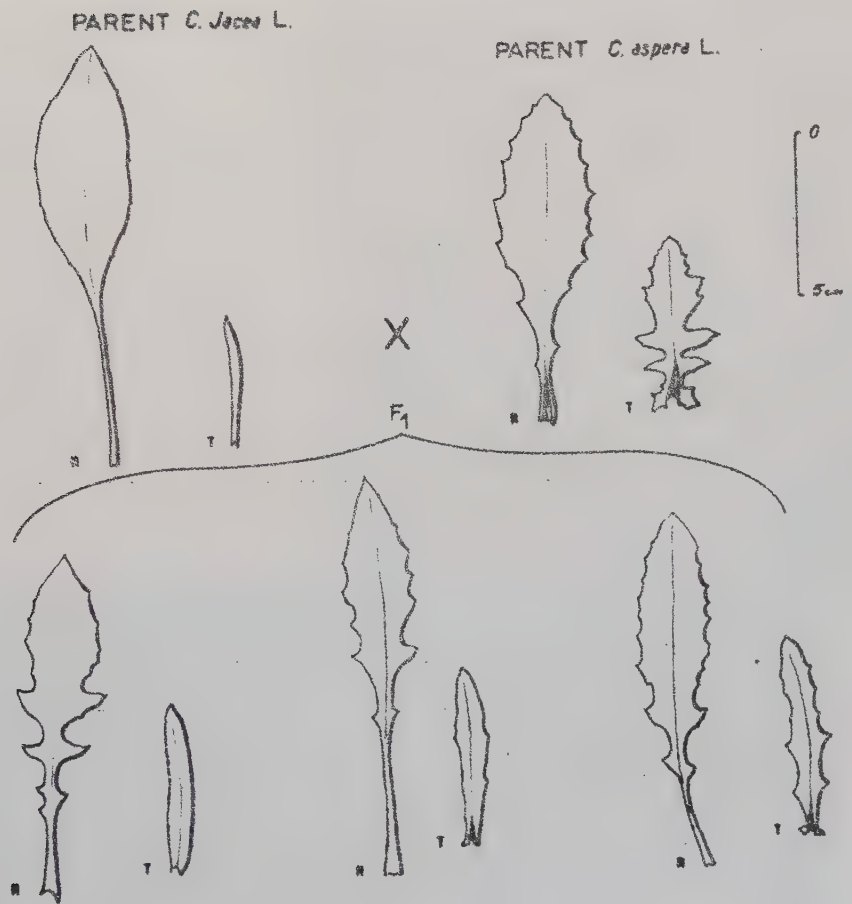


Fig. 69 - Forme des feuilles de référence chez les parents et quelques-uns des hybrides F_1 du croisement jacea 2x X aspera :
R., feuilles de référence de la rosette
T., feuilles de référence de la tige.

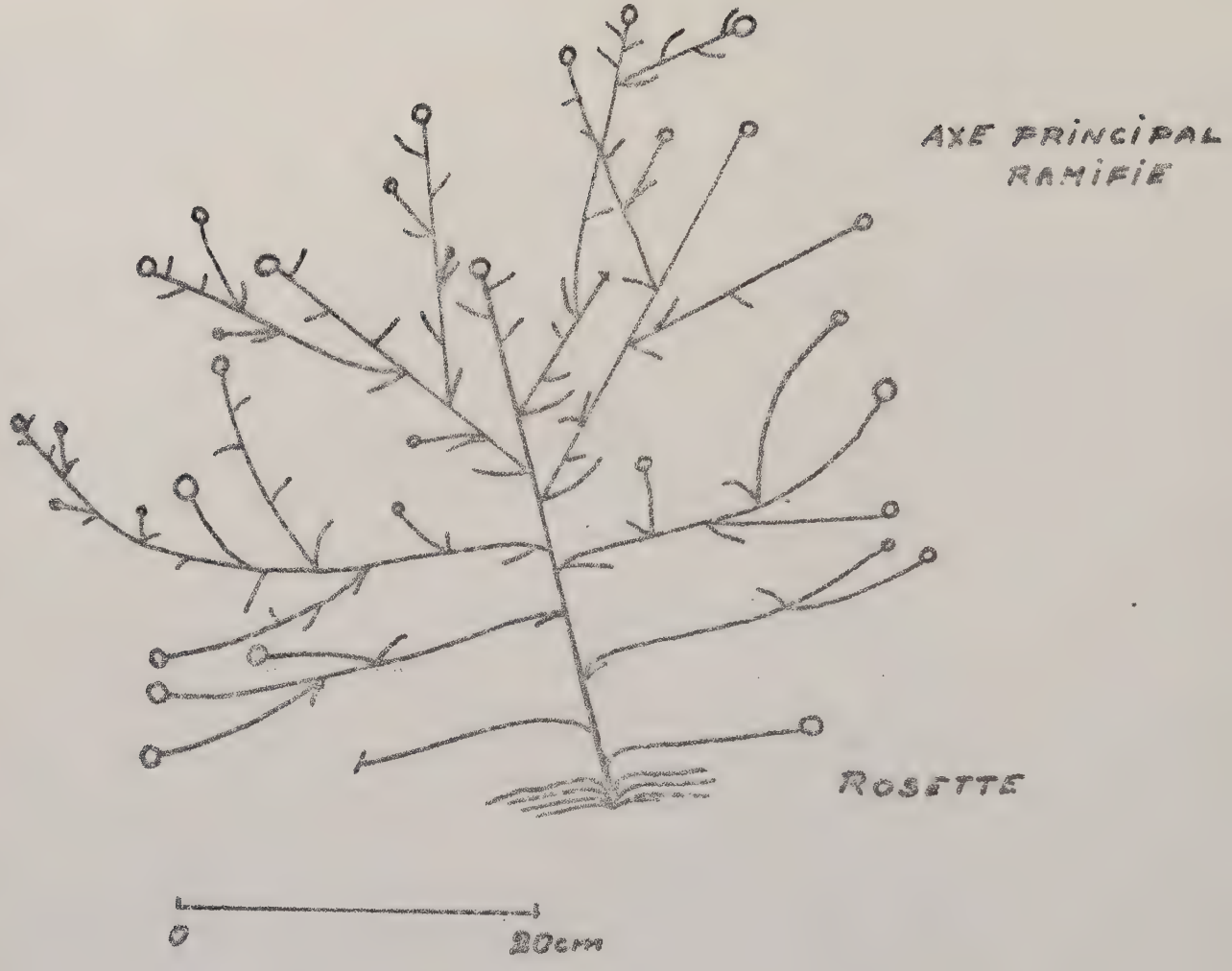


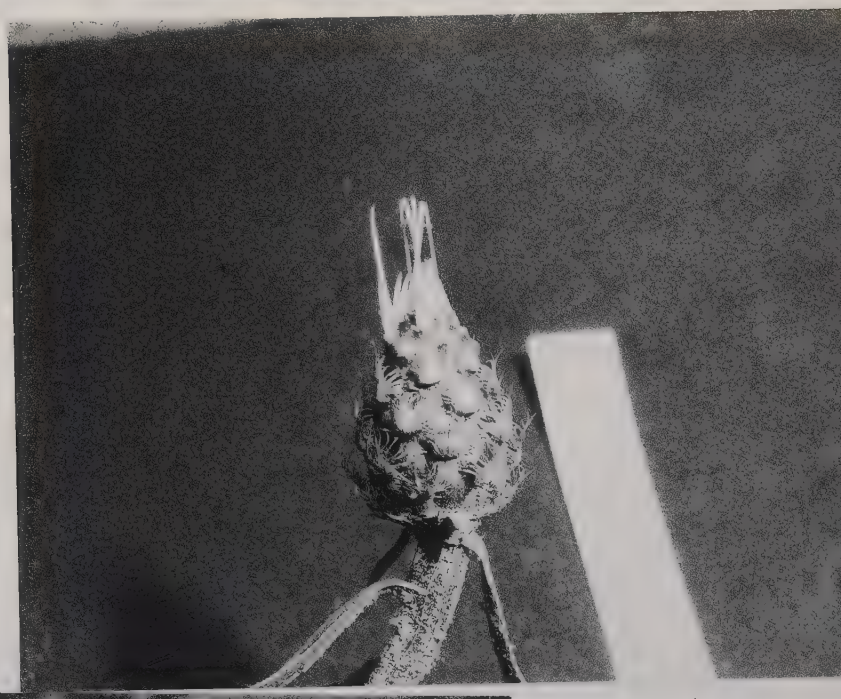
Fig. 70 - Ramification chez l'un des descendants F_1 du croisement jacea 2x X aspera

---

Fig. 71 - Ci-contre:
Forme des capitules chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement jacea 2x X aspera
A., C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., population 1034.
B., hybride F_1
C., C. aspera L., population 480.

A.

B.



C.

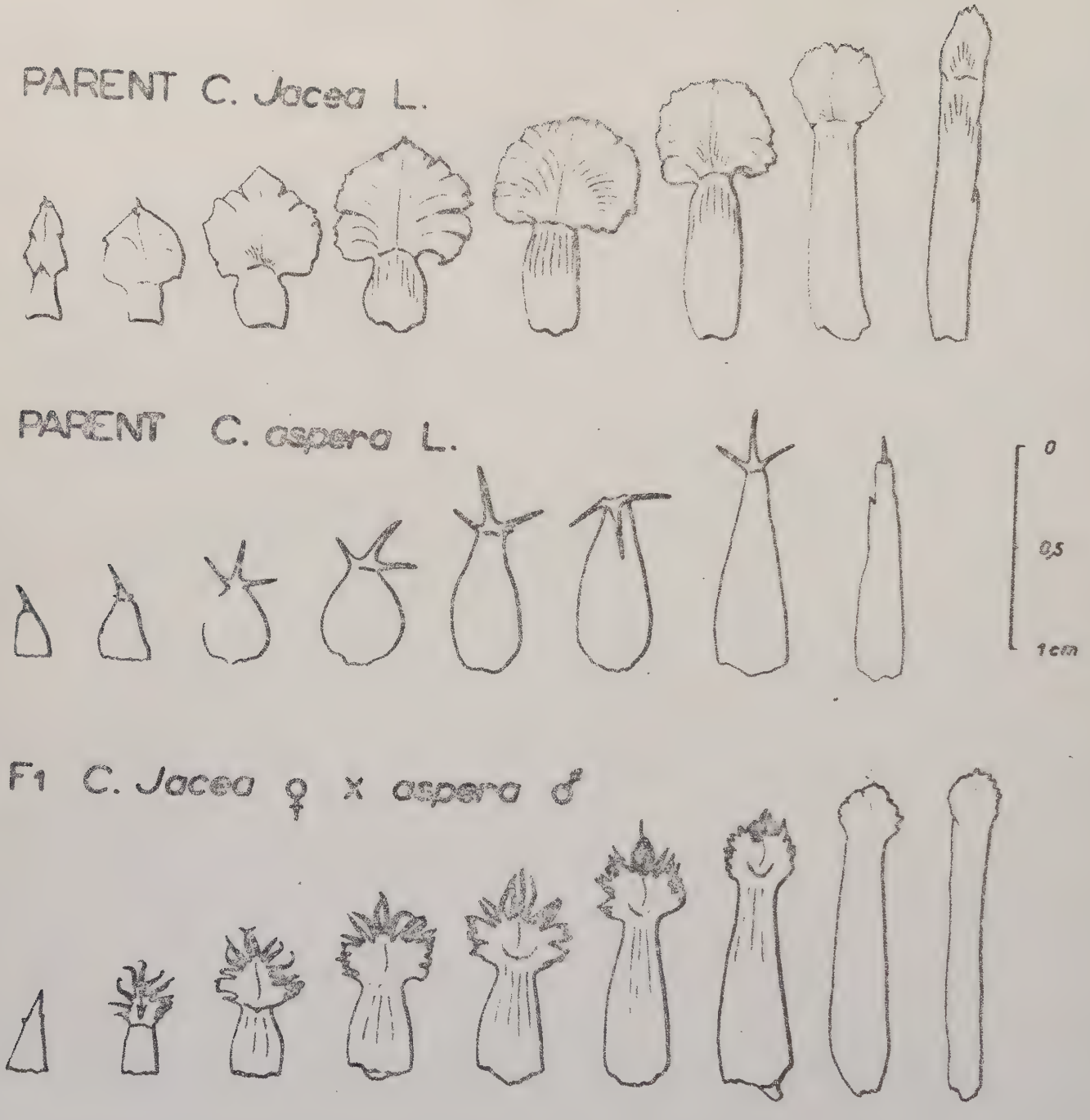


Fig. 72 - Forme des écailles de l'involucre des parents et de l'hybride F_1 dans le croisement jacea 2x X aspera. Les parents utilisés sont

Parent ♀ : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (population n° 1034 de Peira-Cava, A.-M.)

Parent ♂ : C. aspera L. (population n° 480 des environs de Lagnes, Vaucluse)

En conséquence, le port des hybrides est en touffes rampantes, mais les touffes sont réduites et moins étalées que chez C. aspera L. (Fig. 70).

Au cours des années, la touffe peut être scindée en plusieurs tronçons indépendants qui acquièrent une autonomie parfaite ; des essais de cultures en clones ont, de cette façon, été réalisées afin de soumettre ces hybrides à divers facteurs mutagènes tels que la colchicine, etc...

Morphologie florale.

Etant donné son port extrêmement ramifié, C. aspera L. possède une floraison très échelonnée, en général de Juin jusqu'à fin Septembre ; par contre, C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli 2x, chez laquelle la ramification est réduite, possède une seule floraison de courte durée fin Juillet et début Août. Les hybrides obtenus, ayant une ramification plus importante que C. jacea L., possèdent une floraison plus échelonnée allant de fin Juin à fin Août.

Dans la morphologie florale, nous nous intéresserons plus particulièrement aux caractères des écailles des capitules, caractères très importants utilisés dans la classification des Centaurées.

Chez C. jacea L., les appendices sont entiers et orbiculés.

Chez C. aspera L., les appendices possèdent 3 à 5 épines courtes, la terminale étant peu vulnérante.

Chez les hybrides, les appendices des écailles ne ressemblent à aucun des 2 parents (Fig. 71) : ils sont pectinés, surtout les appendices des écailles externes. C'est toujours le sommet de l'appendice qui tend à devenir pectiné (Fig. 72).

Les fleurs ressemblent à celles du parent jacea, tandis que les akènes munis d'un long pappus ressemblent à ceux du parent aspera.

Caryologie des hybrides.

Les hybrides possèdent, comme d'ailleurs chacun des deux parents, 2n = 22 chromosomes. Les mitoses paraissent normales (Fig. 73).

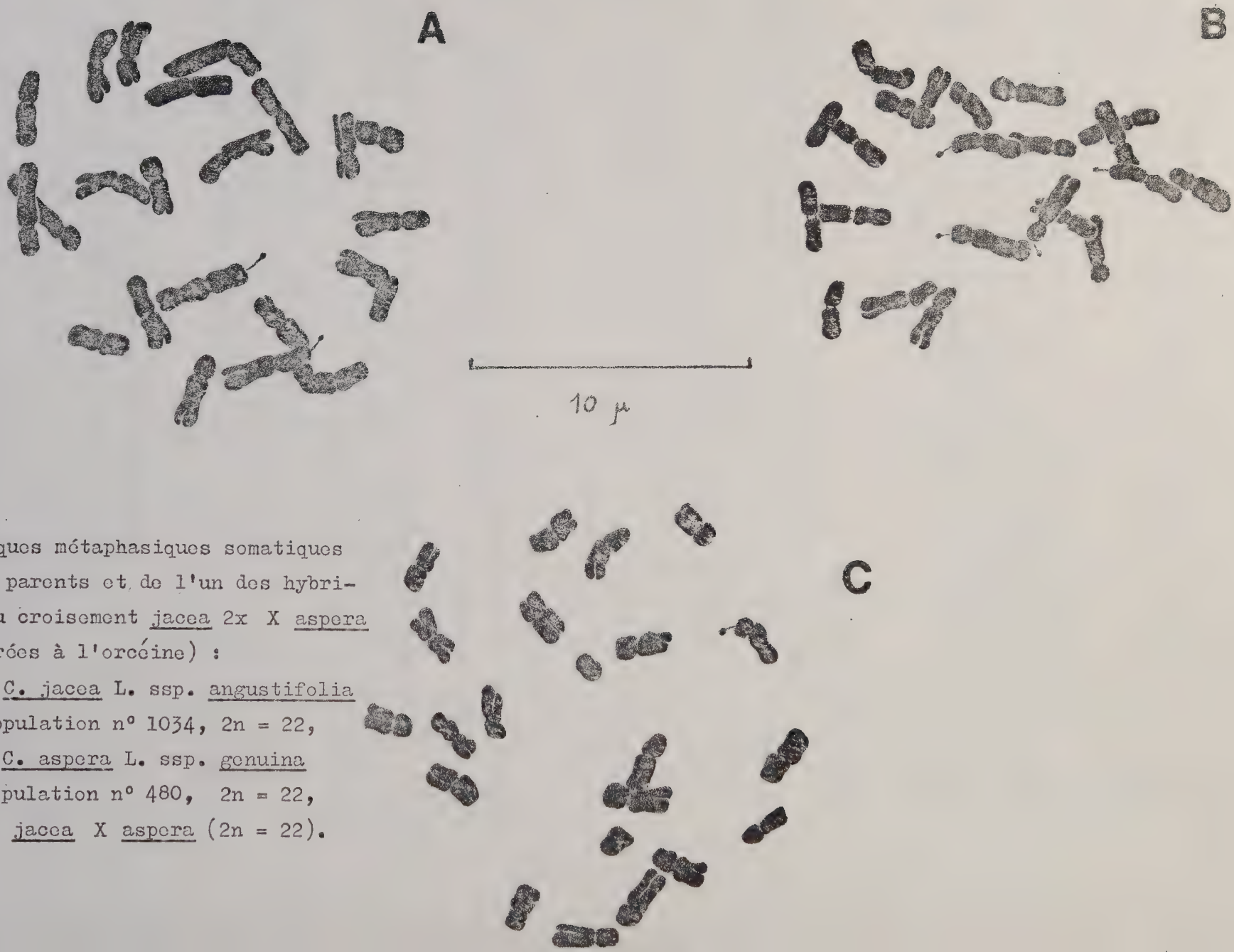
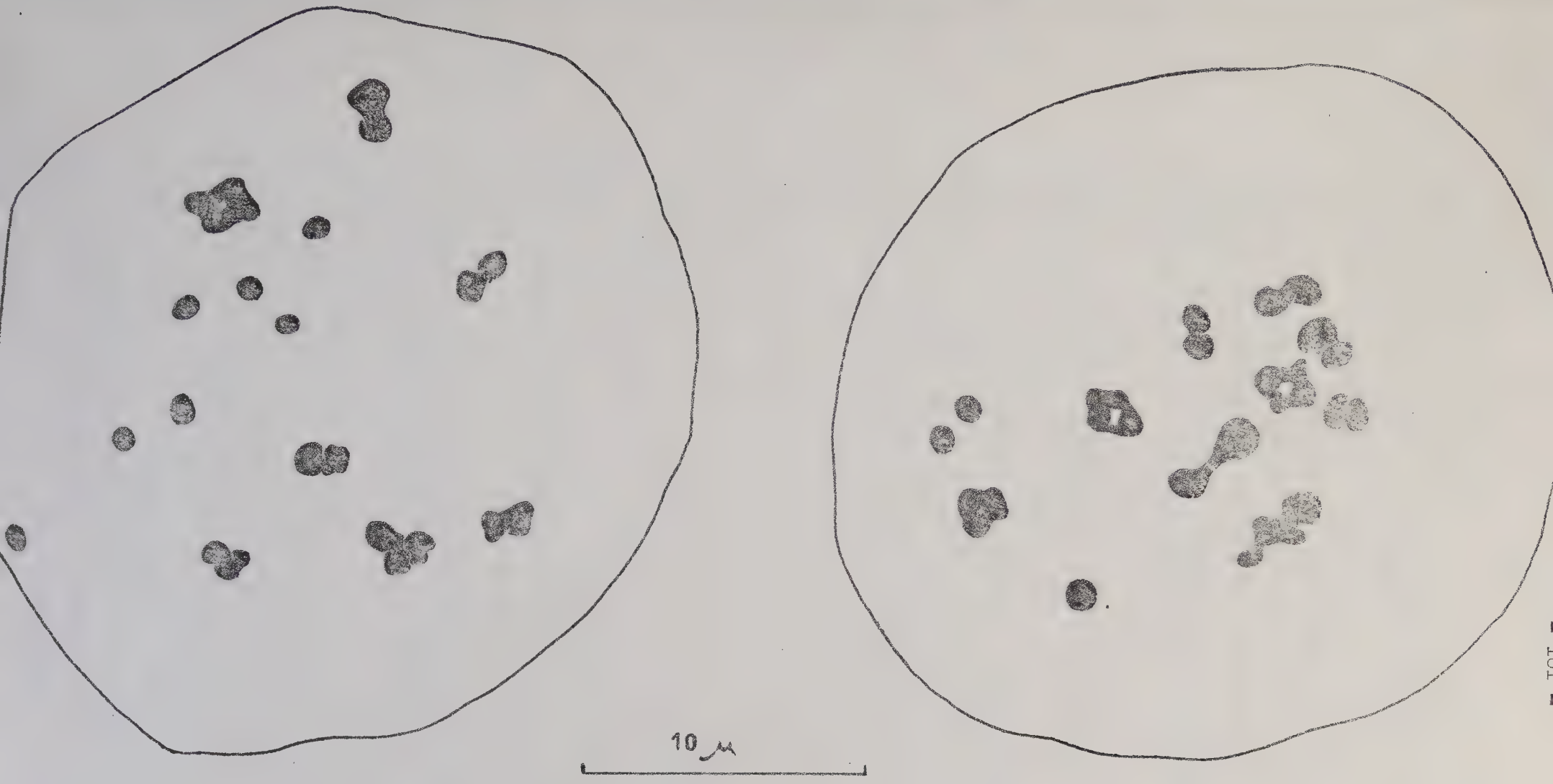


Fig. 73 - Plaques métaphasiques somatiques des parents et de l'un des hybrides F_1 lors du croisement jacea 2x X aspera (racines colorées à l'orcéine) :

A.- parent ♀, C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli, population n° 1034, 2n = 22,

B.- parent ♂, C. aspera L. ssp. genuina Willd., population n° 480, 2n = 22,

C.- hybride F_1 jacea X aspera (2n = 22).



A B

Fig. 74 - Métaphases I de la méiose pollinique chez un hybride F_1 artificiel résultant du croisement de deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et du C. aspera L. ssp. genuina Willd. diploïdes.

On remarque : A, 6 bivalents, 7 univalents, 1 trivalent ; B, 8 bivalents, 3 univalents,

Par contre, les méioses (Fig. 74) sont très anormales avec formation en métaphase I de univalents, de trivalents, etc... Cependant, nous avons noté qu'il y avait une proportion de bivalents plus élevée que dans le croisement jacea X calcitrapa : en effet, nous observons un nombre de bivalents variant entre 6 et 10 et un petit nombre de univalents. Cependant, les méioses sont irrégulières avec ponts de chromatine en anaphase I, et en télophase II formation de microspores de taille inégale. Parallèlement, les dimensions des grains de pollen sont extrêmement variées et leurs formes très diverses.

Cette irrégularité de la méiose entraîne la stérilité totale des hybrides en F_1. D'après T. DOBZHANSKY (1951), la stérilité observée en F_1 peut être soit génique, soit chromosomique ; le doublement du nombre de chromosomes doit faire disparaître la stérilité si elle est d'ordre chromosomique. Des traitements à la colchicine ont été utilisés à plusieurs reprises et n'ont, malgré le doublement du nombre de chromosomes, eu aucun effet sur la fertilité des hybrides.

Nous sommes donc tentée de penser que la stérilité des hybrides jacea X aspera est génique. Il y a donc peu de possibilité de les voir s'étendre ailleurs qu'aux stations où l'on rencontre les deux parents. Cependant, comme ils sont vivaces, il n'est pas impossible de penser qu'à la faveur d'une mutation quelconque ils arrivent un jour à être fixés.

Cet hybride a été cité par M. GANDOGER (1875) dans les environs de Lyon sous le nom de C. scleroclada.

Les abbés COSTE et SOULIE (1911) citent un hybride voisin entre C. nigra L. et C. aspera L. ; cet hybride stérile est décrit sous le nom de C. pagesii, il a été récolté dans les Cévennes. Or, nous avons nous-même récolté dans les Cévennes des C. nigra L. diploïdes à 2n = 22 chromosomes (Fig.54,p118):il n'est donc pas étonnant que ce taxon, diploïde comme le parent jacea que nous avons utilisé, et très proche génétiquement du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli se soit, lui aussi, hybridé avec C. aspera L.

2. Croisements jacea 2x X calcitrapa.

L'examen de la bibliographie systématique montre que plusieurs auteurs ont trouvé en France des intermédiaires entre les sections jacea Cass. et calcitrapa Cass.

En 1880, M. FRANCHET décrit dans la Vienne et la Loire un C. nouolii Fr. qu'il rapporte au C. calcitrapa X pratensis. En 1891, M. DUFFORT signale sous le nom de C. trichacantha Duf. un intermédiaire similaire récolté dans le Gers.

En 1894, H. COSTE et l'Abbé SENNEN trouvent dans l'Hérault et l'Aveyron le C. arisitensis Cost. et Son. qu'ils rapprochent de C. calcitrapa X pectinata. En 1905, G. ROUY cite dans le Rhône le C. jacciformis Ry qu'il assimile au C. calcitrapa X decipiens. Enfin, en 1949, J. ARENES, au cours d'une mise au point sur les différents "hybrides" contenus dans l'herbier du Museum, constate que le C. neyrauti Fouc. est intermédiaire entre C. calcitrapa et C. pratensis Thuill. ssp. microptilon (Gren.) Ry.

Tous ces intermédiaires décrits font penser que les sections Jacea Cass. et Calcitrapa Cass. ne sont pas très éloignées. D'autre part, G. WAGENITZ (1955) place le C. calcitrapa L. dans le type pollinique correspondant à celui de la Section Jacea Cass. C'est afin de vérifier toutes ces hypothèses que nous avons tenté une série d'hybridations expérimentales entre C. jacea L. et C. calcitrapa L., taxons que l'on peut considérer comme les plus représentatifs en France de chacune des deux sections envisagées.

Des quatre séries de croisements réalisées entre C. jacea L. et C. calcitrapa L., une série, obtenue à partir de jacea 2x X calcitrapa, a donné une F_1 stérile, une autre, obtenue à partir de jacea 4x X calcitrapa, a donné une descendance fertile (cf. tableau XVIII, page 172).

Dans le croisement jacea 2x X calcitrapa, le taux de réussite est très élevé, d'une part pour la variété de C. jacea L. utilisée et, d'autre part, dans nos conditions culturales. En effet, cette variété en fécondation libre donne entre 32% et 56% de fécondité (rapport du nb d'ak/nb de fleurs pollinisées), ainsi que le montre le tableau IX, page 69).

Les résultats de ce croisement laissent donc penser qu'il n'y a aucune barrière s'opposant à la germination du pollen calcitrapa sur des stigmates jacea diploïdes. Cette variété n'est pas autofécondo et donc, dans la nature, le pollen calcitrapa est favorisé par rapport au pollen propre du parent jacea.

Les résultats diffèrent suivant les populations du C. jacea L. diploïde que nous avons utilisé comme parent ♀.

Fig. 75 - Rosettes âgées de 6 mois des hybrides jacea X calcitrapa
Remarquer à gauche un hybride normal ; à droite un hybride dépérissant.

a) Dans une première série d'expériences, nous avons croisé :

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli de la population n° 1034, provenant de Peira-Cava dans les Alpes-Maritimes par C. calcitrapa L. de la population n° 1147, provenant du Passo del Bracco, près de Gênes. La fécondité fut de 72% et la germination de la F_1 de 87%. La mortalité est intervenue après la germination : plus de 50% des individus de la F_1 sont morts avant la floraison. Dans cette série, seulement quelques pieds sont arrivés à fleurir. Dès les premiers jours, les rosettes se chargeaient d'anthocyanes et les feuilles dépérissaient (Fig. 75).

b) Nous avons donc repris ces expériences en utilisant une autre population des Alpes-Maritimes pour le parent jacea : il s'agit de la population n° 1141 du Pic Baudon. Dans ce cas, la fécondité a été de 41% et la germination de la F_1 66,24%. Tous les individus ont fleuri normalement.

Ces résultats concordent parfaitement avec ceux que nous avons obtenus dans l'analyse des populations diploïdes du C. jacea L. sensu stricto (voir pages 75 à 94). La différence entre les descendances des deux séries de croisements confirme qu'il doit exister une différence génétique vraisemblablement faible, mais présente, entre les souches des parents jacea L. diploïdes.

Morphologie des hybrides.

Du point de vue morphologique, les hybrides jacea-calcitrapa sont homogènes et intermédiaires entre les deux parents.

En effet, chez C. calcitrapa L., les feuilles sont toujours pennatiséquées ou, plus souvent, bipennatiséquées. Chez C. jacea L., les feuilles sont entières, dentées ou quelquefois lobées. Chez les hybrides, les feuilles sont entièrement découpées comme chez le parent calcitrapa (Fig. 76), seules les toutes premières feuilles après les cotylédons sont entières.

Les hybrides possèdent la ramification du C. calcitrapa L. chez lequel les rameaux axillaires prennent beaucoup d'importance et sont eux-mêmes extrêmement ramifiés (ramifications pouvant aller jusqu'au 4ème ordre), ce qui donne un port très touffu à la plante (Fig. 77). D'autre part, les ramifications axillaires, en parti-

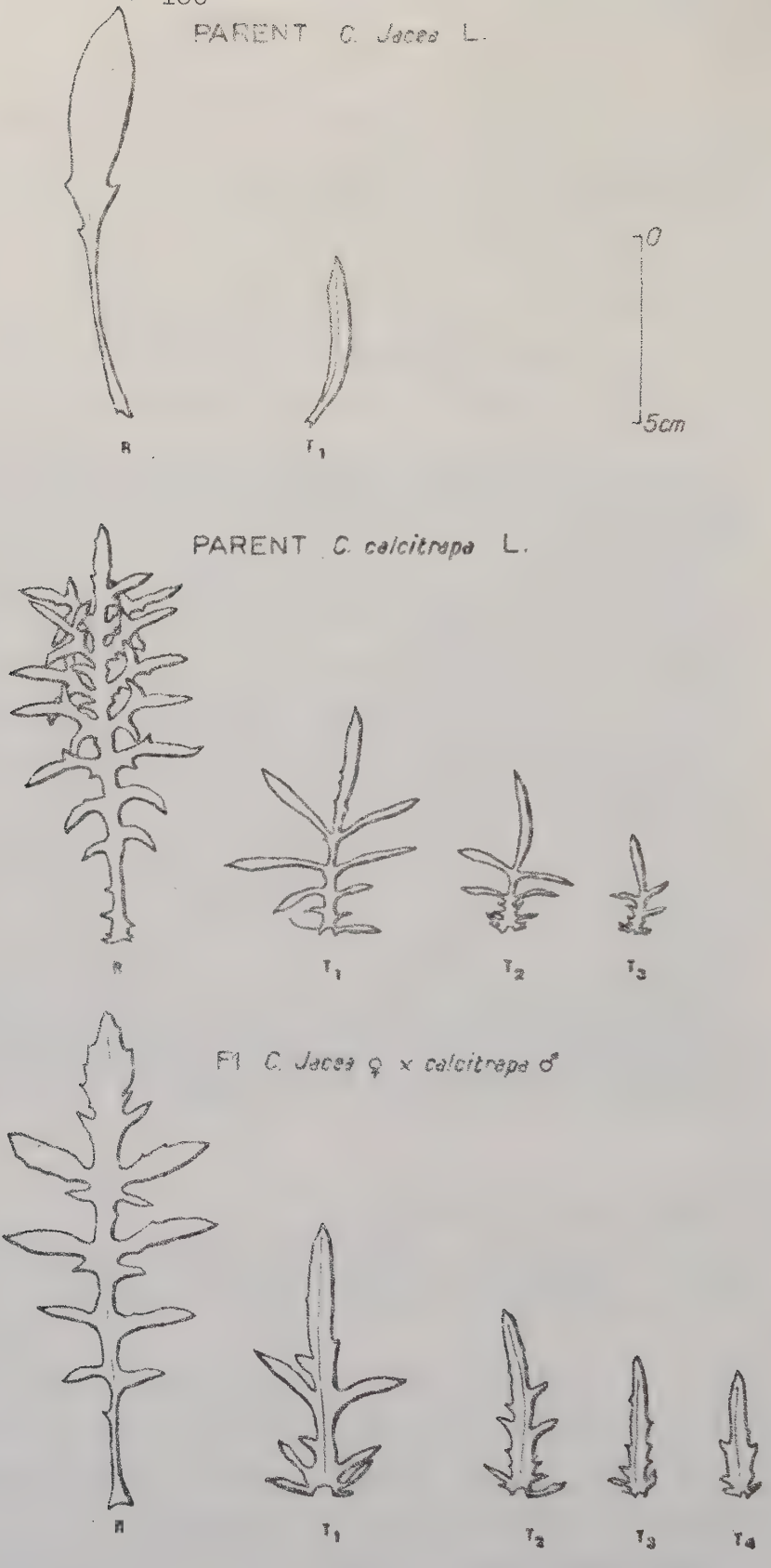


Fig. 76 – Forme des feuilles de référence chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et du C. calcitrapa L.

R., feuilles repères de la rosette

T_1., feuilles repères de l'axe principal

T_2, T_3, T_4, feuilles repères des axes de premier, deuxième et troisième ordres.

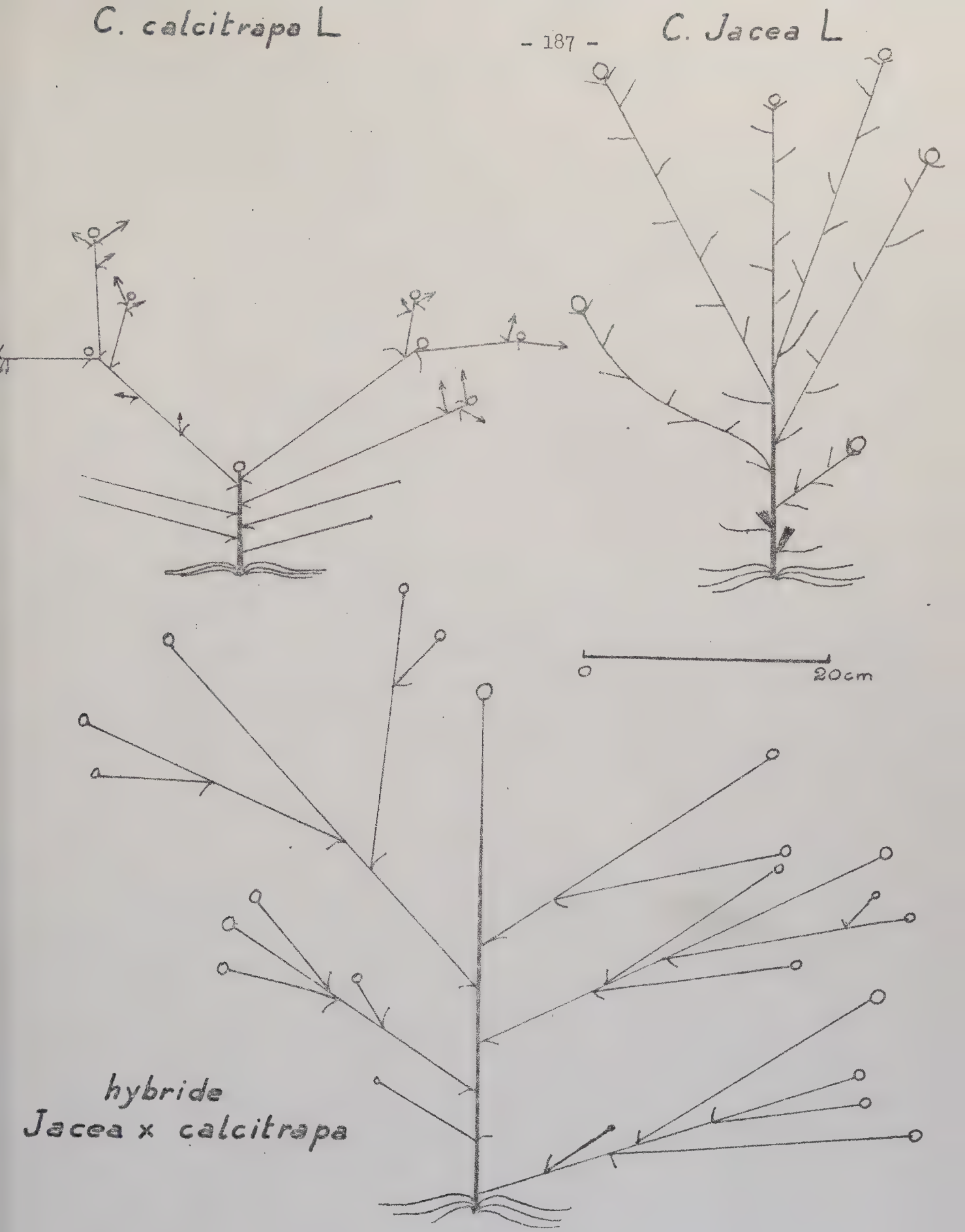


Fig. 77 - Ramification chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement de deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et du C. calcitrapa L.

A.

B.

C.

Fig. 78 - Forme des capitules chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement jacea 2x X calcitrapa :

A., C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., population 1034

B., C. calcitrapa L., population 1147

C., hybride F_1

culier celles qui sont placées le plus haut sur la tige, sont plus longues que l'axe principal, ce qui provoque un affaissement de cet axe et un port rampant. Si nous reprenons ici la codification de la ramification, nous obtenons :

b.t grands → h petit = port rampant (caractère 2)
b > a → x > l (caractère 4)
h > a → y > l (caractère 5)
n et o grands → z petit (caractère 6)

La forme des capitules, et surtout celle des appendices, des écailles, est tout à fait originale : appendices épineux comme pour C. calcitrapa L., mais l'épine est moins longue, moins vulnérante et sa base est élargie en écaille scarieuse comme chez les C. jacea L. (Fig. 78). Les écailles les plus externes sont du type Calcitrapa, les écailles les plus internes sont du type Jacea (Fig. 79).

Pour l'ensemble des caractères, ce sont les caractères calcitrapa qui semblent dominer chez les hybrides F_1 : feuilles découpées, ramification, port buissonnant, végétation annuelle. Tous ces caractères dominants réunis chez la même espèce s'expliquent par le fait que C. calcitrapa L. semble être un taxon relativement récent qui a vu le jour justement grâce à cet ensemble de gènes dominants. Il existe à ce sujet un parallèlisme frappant entre le genre Centaurea L. et le genre Crepis L. étudié par E.B. BABCOCK (1947).

Caryologie des hybrides.

Les deux parents, dans ces expériences, ne possédaient pas le même nombre de chromosomes :

C. jacea 2x à 2n = 22
C. calcitrapa à 2n = 20

Les hybrides possèdent 21 chromosomes. Nous avons pu vérifier ce chiffre sur chaque individu de la F_1 et nous n'avons pas noté d'irrégularités : les mitoses semblent normales (Fig. 80).

Par contre, les méioses sont extrêmement anormales avec une majorité de univalents, une quantité de bivalents ne dépassant pas 4 (Fig. 81) et, avec en télophase I, formation de ponts chromatiques.

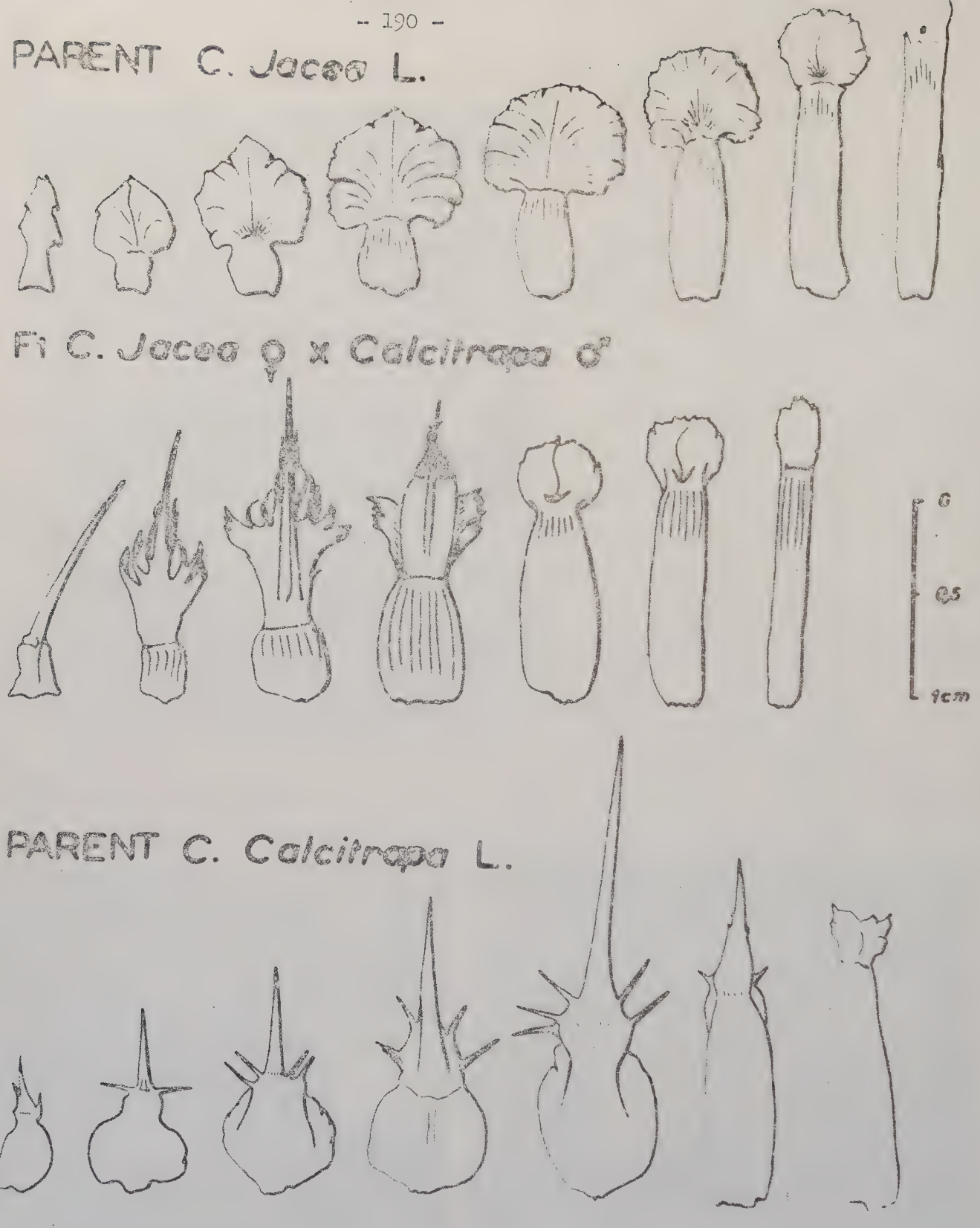


Fig. 79 - Forme des écailles de l'involucre des parents et hybrides F_1 dans le croisement jacea 2x X calcitrapa. Les parents utilisés sont :

parent ♀ : C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. (pop. n° 1034, Peira-Cava, A.-M.)

parent ♂ : C. calcitrapa L. (pop. n° 1147, Passo del Braco, Italie)

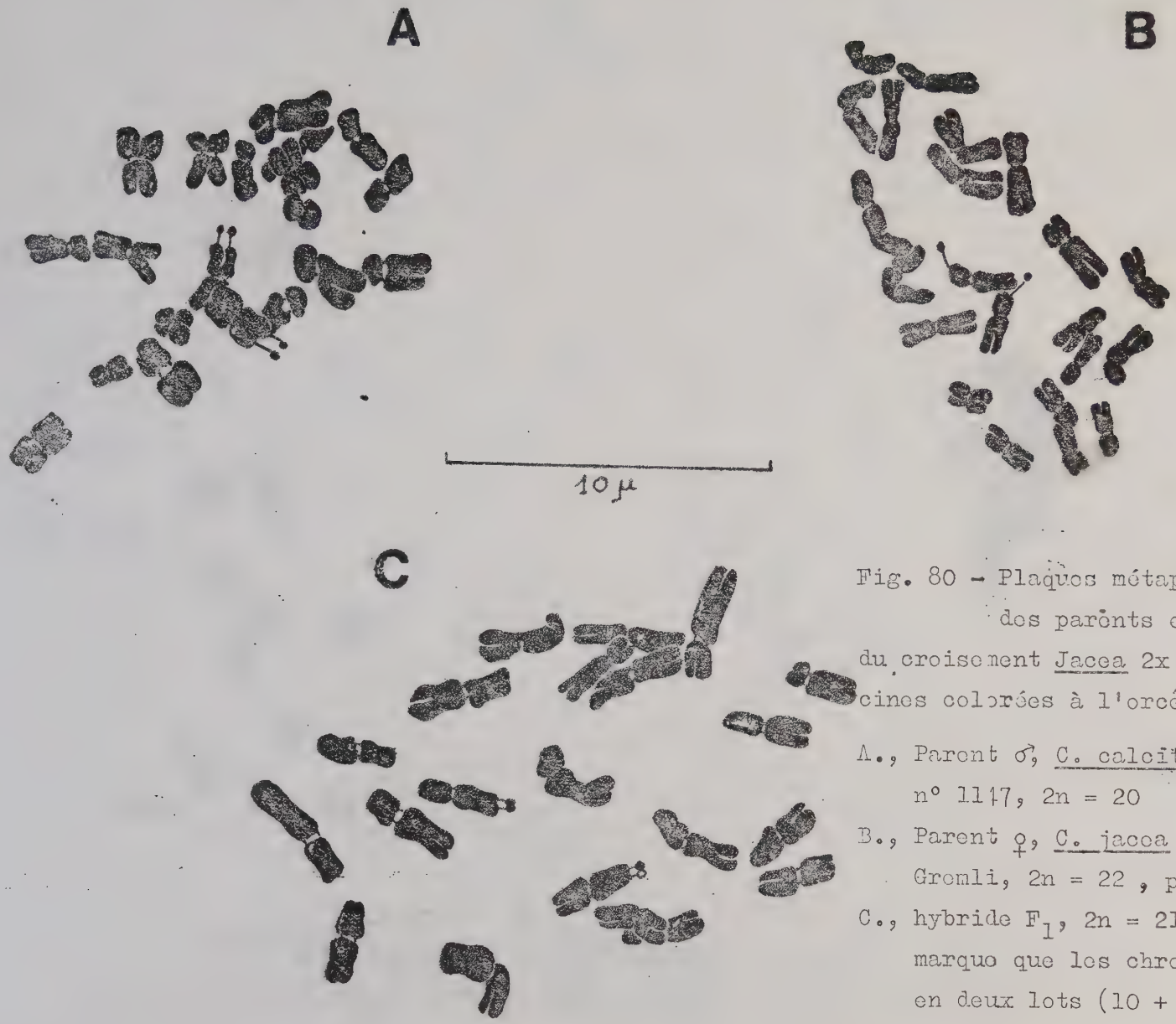


Fig. 80 - Plaques métaphasiques somatiques des parents et hybrides F_1 lors du croisement Jacea 2x X calcitrapa (racines colorées à l'orcéine) :

A., Parent ♂, C. calcitrapa L., population n° 1147, 2n = 20

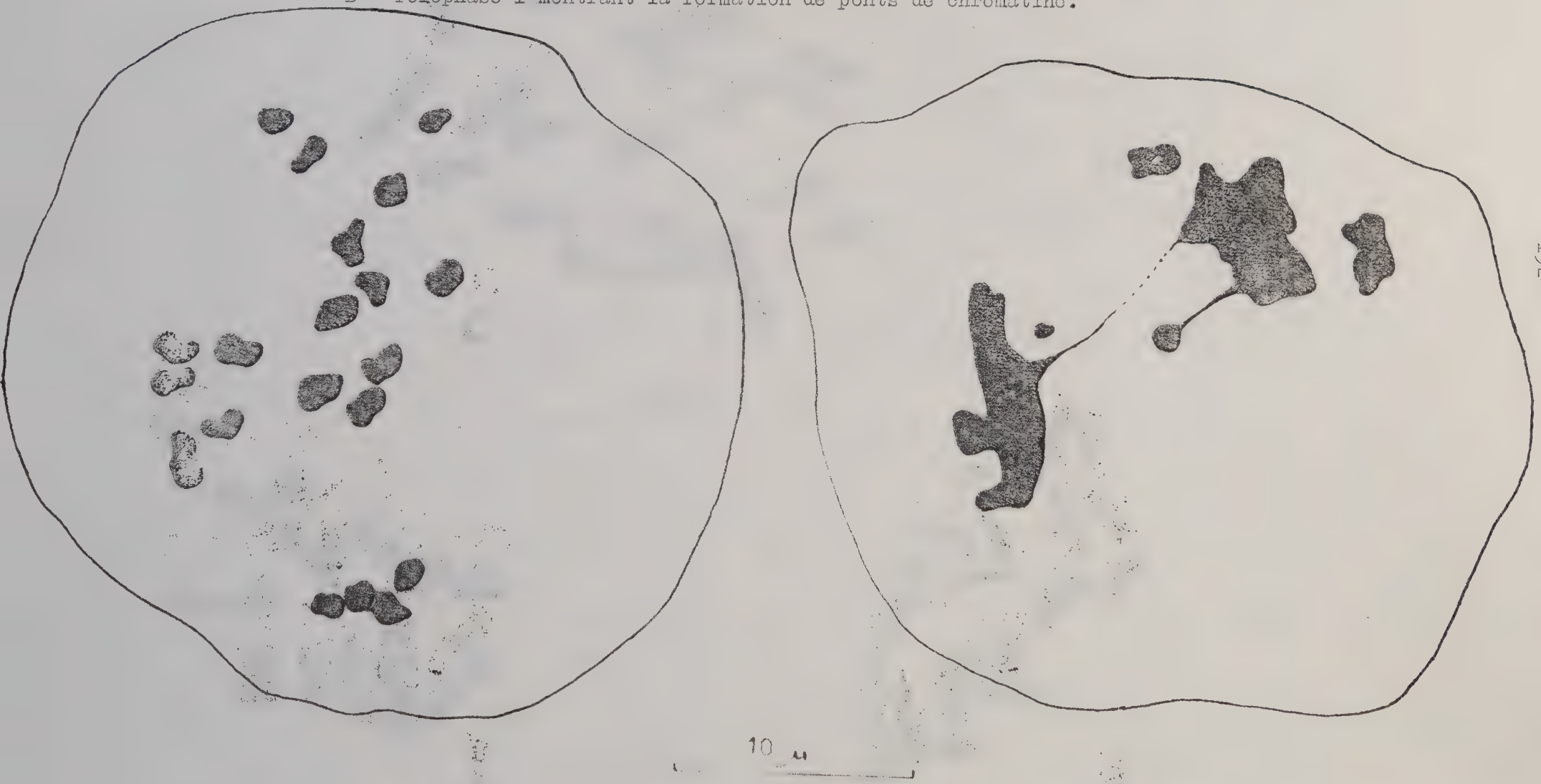
B., Parent ♀, C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli, 2n = 22 , population n° 1141

C., hybride F_1, 2n = 21 chromosomes. On remarque que les chromosomes sont répartis en deux lots (10 + 11).

Figure 1 - Méiose perturbée chez un hybride F_1 artificiel (2n = 21) résultant du croisement de deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli (2n = 22) et du C. calcitrapa L. (2n = 20).

A - Métaphase I montrant 17 univalents et 2 bivalents,

B - Télophase I montrant la formation de ponts de chromatine.



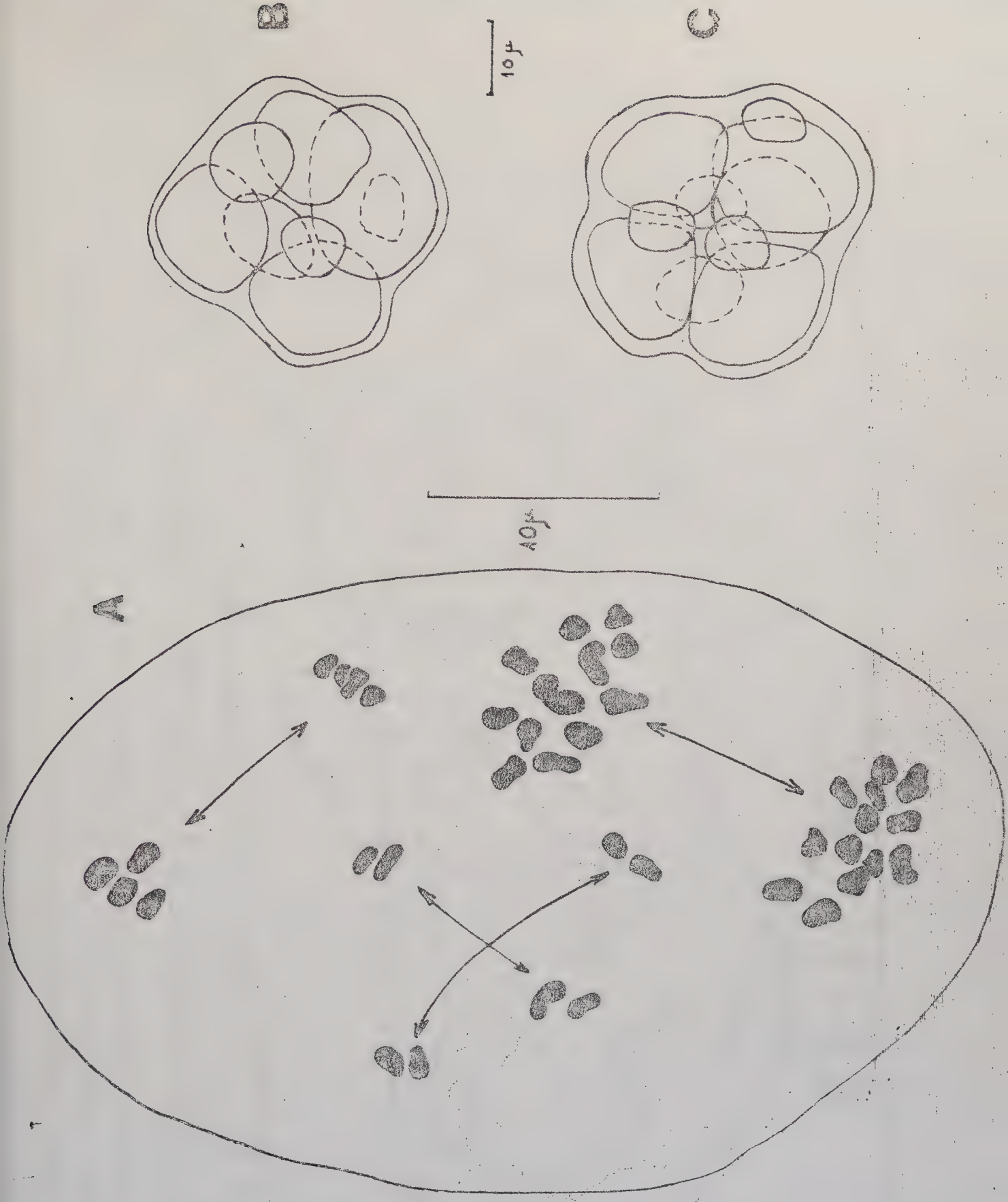


Fig. 82 - Irrégularités de la méiose pollinique chez un allotétraploïde (2n = 42) obtenu par traitement à la colchicine d'un hybride F_1 artificiel résultant du croisement de deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli (2n = 22) et du C. calcitrapa L. (2n = 20).

A -Anaphase II montrant une répartition inégale des chromosomes entre huit cellules filles

B et C -Microspores anormales.

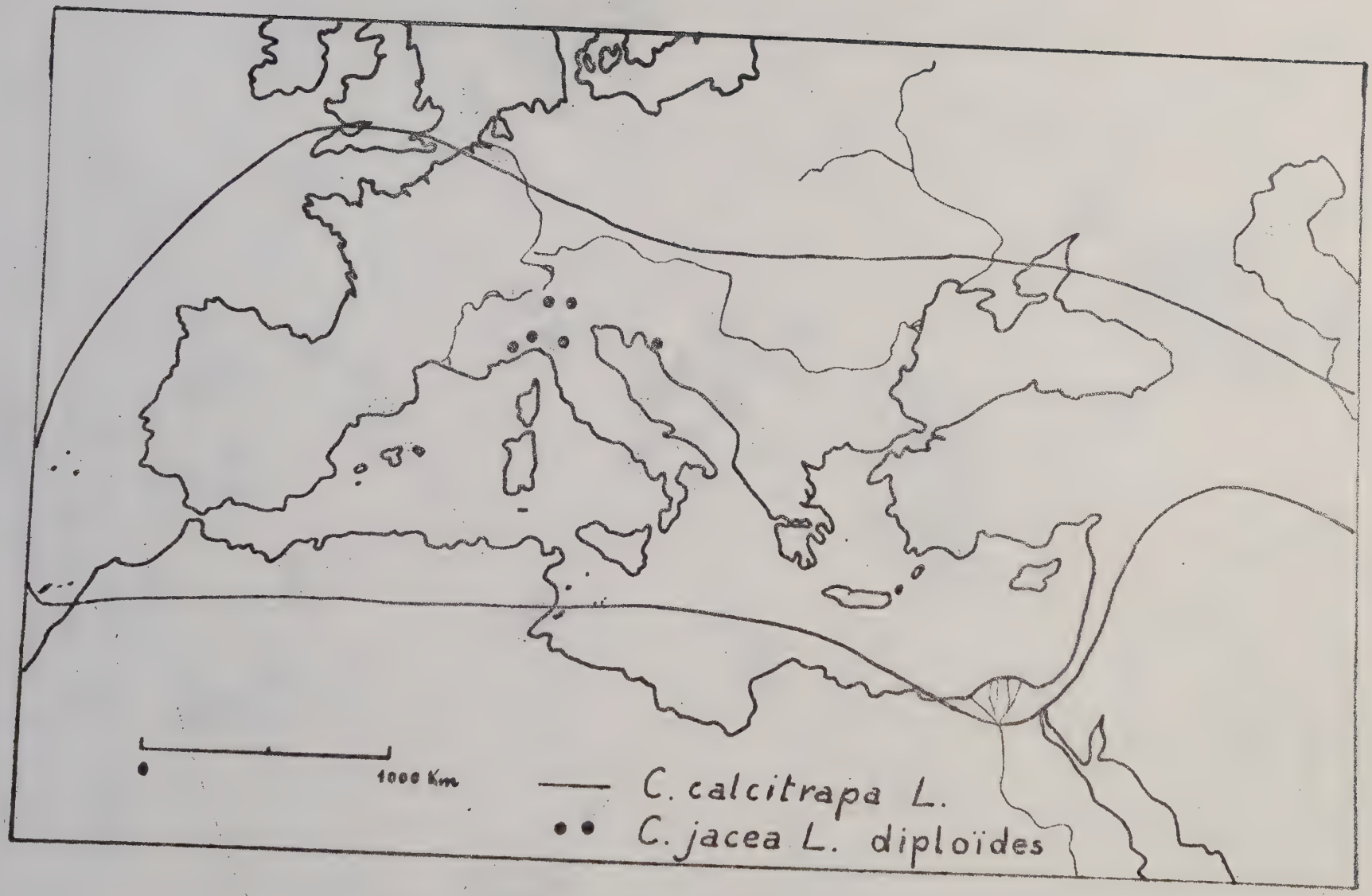


Fig. 83 - Répartition géographique du C. calcitrapa L. d'après J. ARENES (1957). Sur ce tracé, on a noté l'emplacement des populations diploïdes du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli d'après nos prospections personnelles.

Comme dans le cas des hybrides jacea X aspera, l'irrégularité de la méiose entraîne la stérilité totale des hybrides en F_1. La polyploïdisation, à l'aide de pommade à la colchicine, provoque la régularité de l'appariement des chromosomes en métaphase I, mais des irrégularités apparaissent au cours de la deuxième division (anaphase II) ce qui conduit à la formation de microspores anormales : octades, décades (Fig.82). Le pollen contient seulement 4% de cellules normales et il est stérile.

De même que pour les hybrides jacea X aspera, la stérilité de la F_1 paraît être d'origine génique. Ces hybrides ont peu de chance de se reproduire et par là-même de se propager à partir de l'endroit de leur formation, d'autant plus qu'ils sont bisannuels comme leur parent calcitrapa. Il en résulte que l'on doit pouvoir les trouver localement, dans des stations où l'on rencontre aussi les deux parents. Comme Centaurea calcitrapa L. périmésogéenne a une aire sympatrique avec celle des C. jacea L. diploïdes (Fig. 83), cet hybride est à rechercher dans les zones de superposition des deux aires géographiques.

3. Croisements jacea L. 4x X naculosa Lmk. 2x

Des intermédiaires entre les sections Jacea Cass. et Acrolophus Cass. ont été signalés par de nombreux auteurs. Ainsi, G. ROUY (1905), J. ARENES (1949) citent une dizaine de combinaisons différentes entre les deux sections. La plupart des intermédiaires sont décrits entre C. jacea L. ssp. jacea Gremli et C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk. d'une part, et entre C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli et C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd.) Briq. et Cav., d'autre part. Nous avons donc réalisé des expériences de croisements entre les deux sections en suivant les deux orientations indiquées par la bibliographie.

En effet, les croisements C. jacea L. X C. maculosa Lmk. ont donné une descendance F_1 dans les deux sens et dans les proportions indiquées par le tableau XVIII, C, page 172 . Nous avons utilisé, pour réaliser ce croisement, les populations suivantes :

- C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab., de Turini (Alpes-Maritimes), à 4x = 44 chromosomes : population n° 1025.
- C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk., de Riva del Garda (Italie), à 2x = 18 chromosomes, population n° 1038.

Dans ces deux séries de croisements, comme dans tous les autres d'ailleurs, le sens du croisement est important à considérer : le nombre

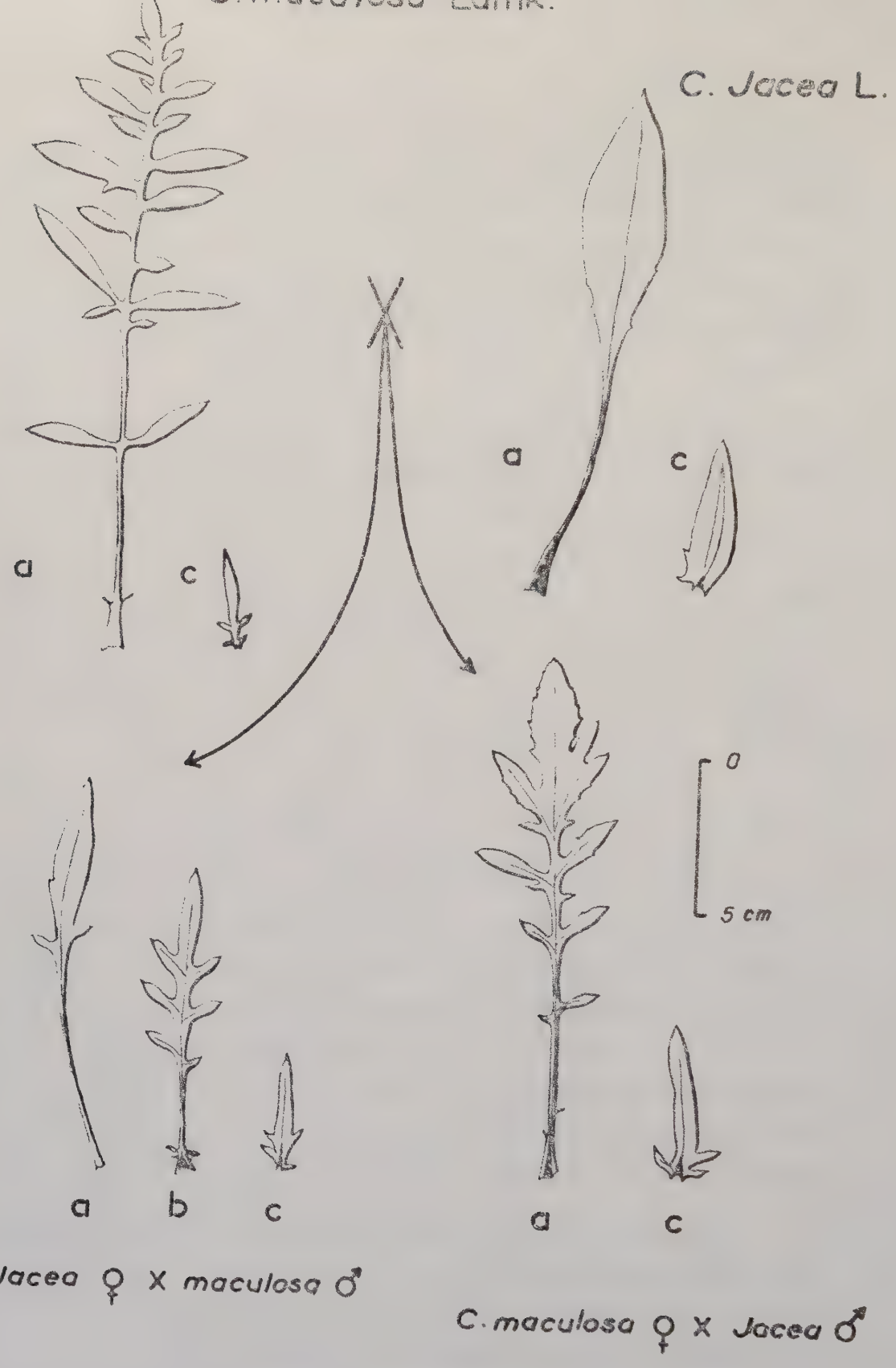


Fig. 84 - Forme des feuilles de référence chez les parents et les hybrides F_1 lors du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. et du C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk. :

a., feuilles repères de la rosette

b., cas d'une feuille intermédiaire prélevée sur le milieu de l'axe florifère, entre les deux feuilles repères

c., feuilles repères de la tige.

de descendants F_1 obtenus est toujours plus grand lorsque le parent ♀ est C. jacea L. (voir tableau XVIII, page 172).

Morphologie des hybrides.

De la même façon que les hybrides jacea X calcitrapa, les feuilles de la F_1 sont pennatiséquées comme celles du parent à feuilles découpées. Cependant, les lobes foliaires sont plus larges et les découpures moins profondes que chez C. maculosa Lmk. (Fig. 84) : les hybrides F_1 subissent donc l'influence des deux parents.

Il faut pourtant noter que, selon le sens du croisement, la découpure des feuilles est plus ou moins intense : elle est la plus forte lorsque l'espèce à feuilles pennatiséquées (C. maculosa Lmk.) est pris comme parent ♀. Comme nous avons effectué les croisements directs et leurs inverses à partir des mêmes individus, on pourrait penser qu'il existe de la matroclinie. En effet, S. FROST (1963) parle de matroclinie chez C. scabiosa L. au sujet de l'hérédité de la stérilité pollinique. Nous n'avons pas effectué d'expériences de ce genre chez C. jacea L ni chez C. maculosa Lmk.

En ce qui concerne la floraison, les hybrides jacea X maculosa sont intermédiaires entre les deux parents. En effet, la floraison du parent jacea L. débute très tôt vers la fin du printemps et, tout au cours de l'été, il y a deux ou trois floraisons successives ; les deuxième et troisième floraisons sont assurées par des rejets axillaires formés après la première floraison. Au contraire, C. maculosa Lmk. a une floraison plus courte car elle est assurée par un seul axe très ramifié, mais il ne s'y ajoute pas la floraison d'axes de remplacement en fin d'été (Fig. 85). Par la combinaison des deux systèmes parentaux, les hybrides ont une floraison extrêmement longue due à la présence d'un axe très ramifié (type maculosa) et à la présence d'axes de remplacement (type jacea).

Les deux catégories d'hybrides sont vivaces comme C. jacea L.

La morphologie florale et, en particulier, la présence de fleurs rayonnantes et d'écailles pectinées chez ces hybrides est très intéressante à considérer. En effet, quel que soit le sens du croisement, les hybrides possèdent des appendices des écailles pectinés ou frangés pectinés (Fig. 86). Comme, d'autre part, ces hybrides possèdent des fleurs rayonnantes, on est en droit de les classer dans le C. pratensis Thuill. (voir Fig. 57) binôme possédant cette diagnose. D'autre part, les aires

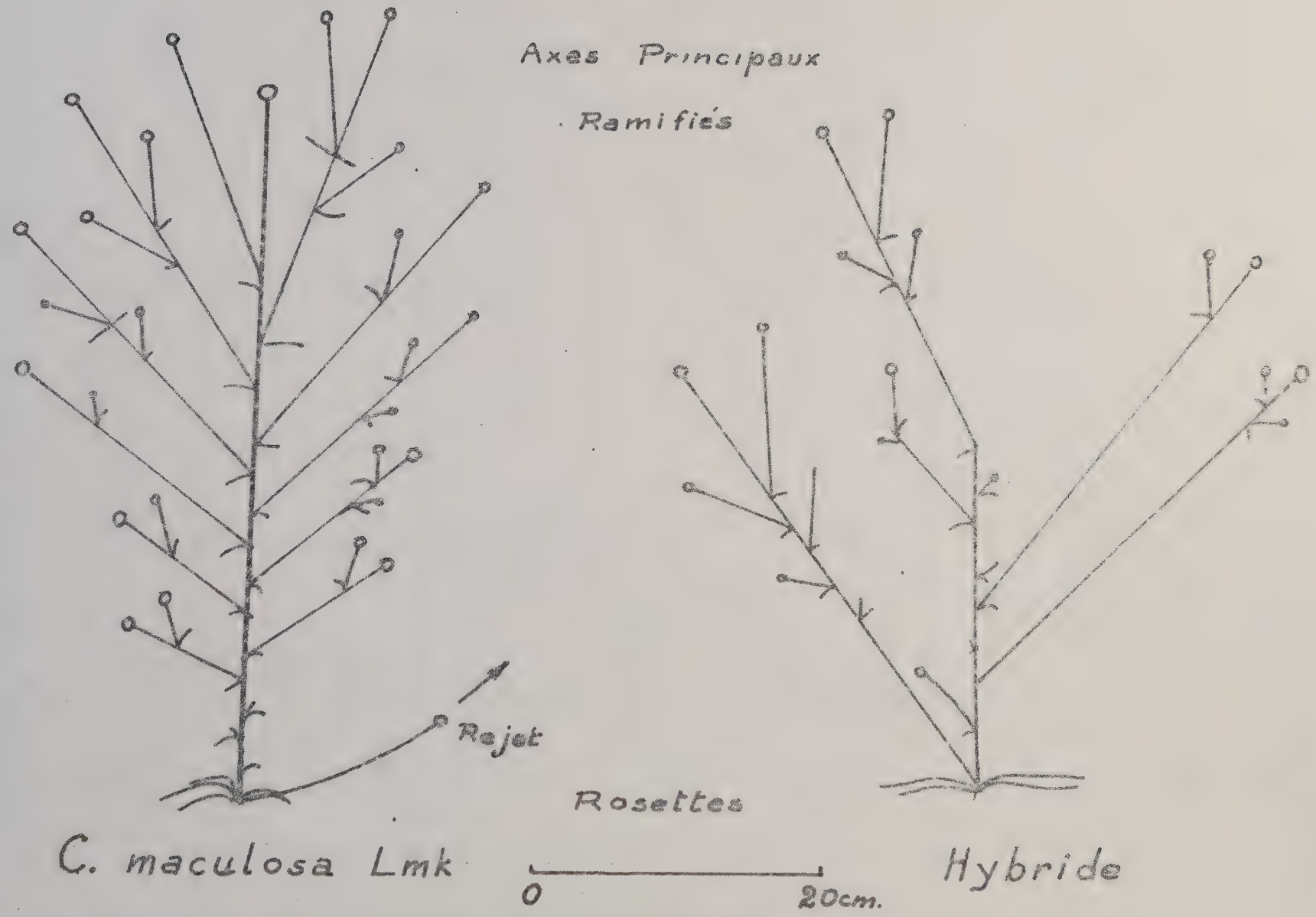


Fig. 85 - Ramification chez C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk. et chez l'un des hybrides F_1 résultant du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. jacea Gremli et du C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk.

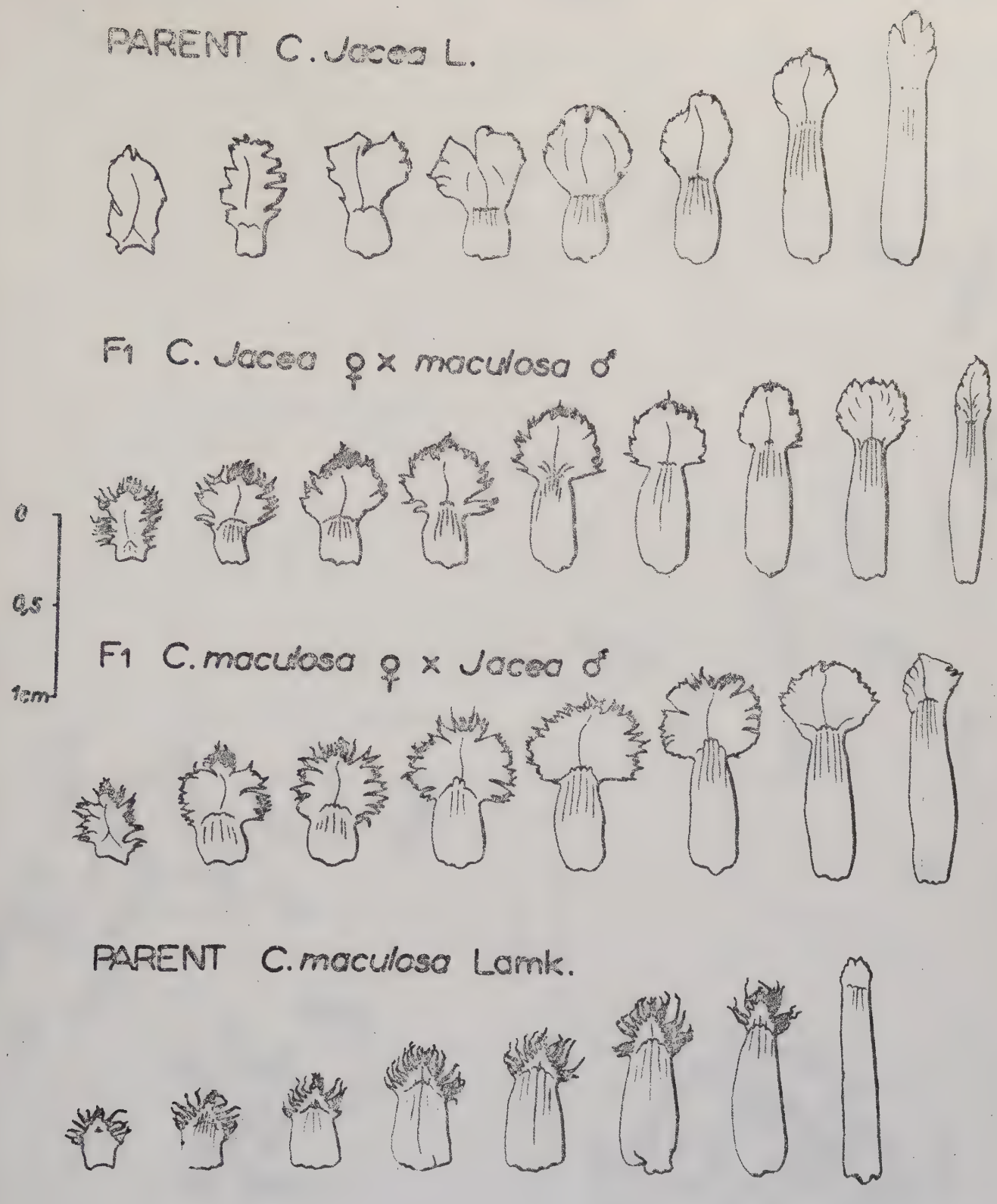


Fig. 86 - Forme des écailles de l'involucre des parents et hybrides F_1 lors du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. et du C. paniculata L. ssp. maculosa Lmk.

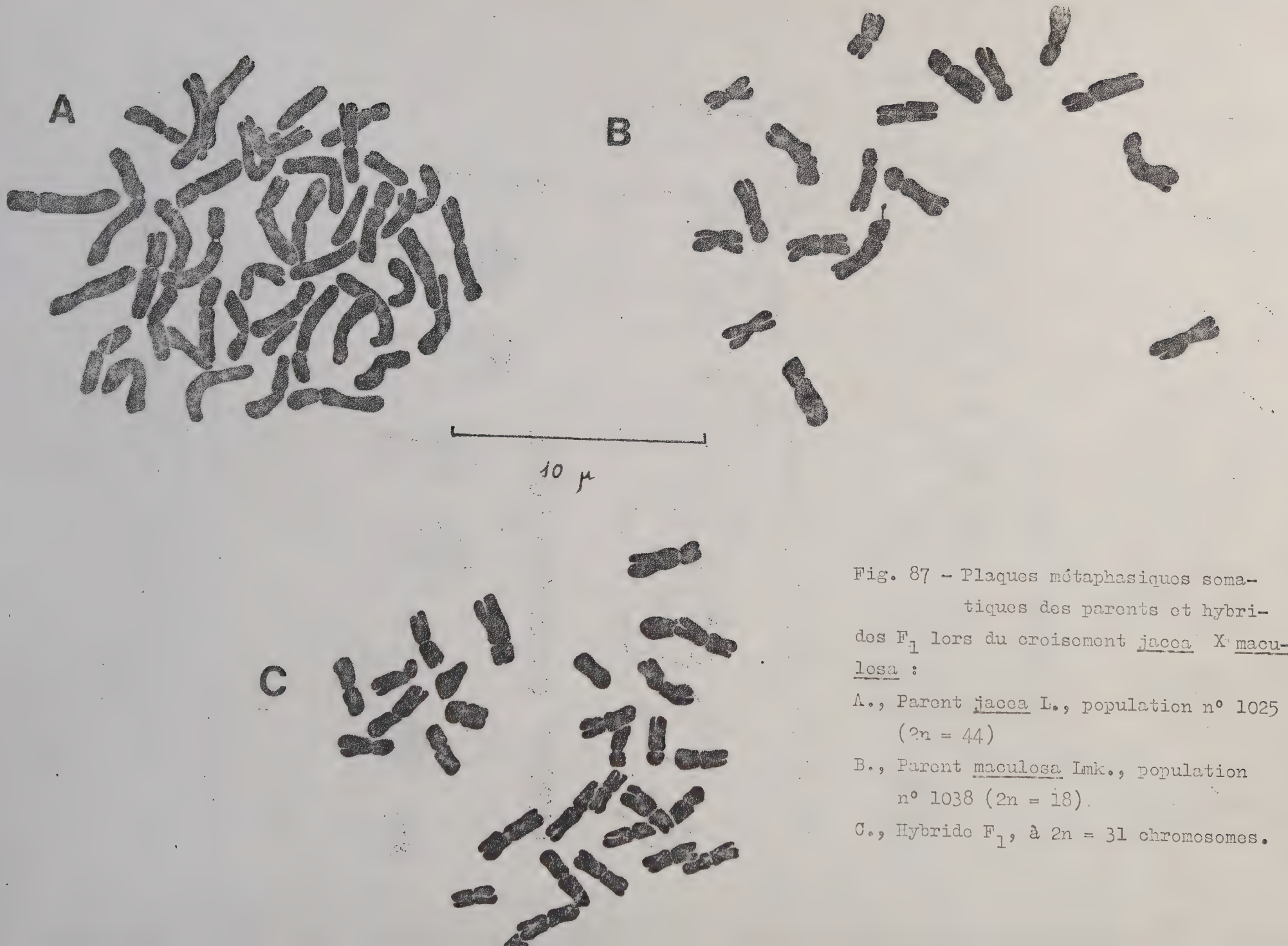


Fig. 87 - Plaques métaphasiques somatiques des parents et hybrides F_1 lors du croisement jacea X maculosa :

A., Parent jacea L., population n° 1025 (2n = 44)

B., Parent maculosa Lmk., population n° 1038 (2n = 18).

C., Hybride F_1, à 2n = 31 chromosomes.

de répartition géographique des deux parents utilisés dans ce croisement sont sympatriques et les taxons croissent dans des groupements similaires (passant au Mesobromion) : C. maculosa Lmk. est en effet présent dans des groupements des Festucetalia vallesiacae et des Brometalia (Mesobromion), tandis que C. jacea L. ssp. jacea Gremli var. genuina Wimm. et Grab. est lié à des groupements du Mesobromion et de l'Arrhenatherion. Leur hybridation naturelle doit être fréquente. C'est peut-être l'une des origines du C. pratensis Thuill.

Caryologie des hybrides.

Le nombre de chromosomes des deux parents n'est pas le même ainsi que nous l'avons déjà indiqué : 2n = 44 pour C. jacea L. et 2n = 18 pour C. maculosa Lmk. Les descendants F_1 sont à 2n = 31 chromosomes (Fig. 87). Les mitoses sont, en général, régulières, mais les chromosomes sont répartis en deux groupes sur les plaques métaphasiques, groupes qui correspondent à l'apport chromosomique de chacun des deux parents (Fig. 87, C): il semble qu'il n'y ait pas mélange des chromosomes de parenté différente dans une même plaque.

L'examen des méioses montre qu'il y a asyndèse en métaphase I et, en conséquence, ces hybrides sont stériles.

Nous avons, en effet, effectué 15 croisements en retour, entre les individus de la F_1 et l'un ou l'autre des deux parents, et des expériences de croisement entre individus de la F_1 sans obtenir de résultats.

Si donc ces hybrides sont fréquents dans la nature, ils ne peuvent être que locaux, fugaces et situés à proximité des deux parents.

C - CROISEMENTS AYANT DONNE UNE F_1 FERTILE

Cinq séries de croisements ont donné une descendance F_1 fertile. L'étude morphologique de la descendance permet d'en faire deux groupes :

- la F_1 est uniforme et ressemble en tous points au parent maternel utilisé pans l'expérience. Il s'agit des croisements :

  jacea 4x X aspera
  jacea 4x X calcitrapa
  jacea 4x X solsticialis
  jacea 2x X solsticialis

- la F_1 est uniforme et morphologiquement intermédiaire entre les deux parents :

jacea 2x X leucophaea

Nous remarquerons que, dans tous ces croisements, seuls ceux qui utilisent C. jacea L. 2x ou 4x comme parent ♀ donnent une descendance. Ceux qui ont été réalisés dans le sens inverse ne donnent pas de descendants.

1) Croisements dont la F_1 est uniforme et morphologiquement semblable au parent maternel.

Mise en évidence d'apomixie.

Des quatre séries de croisements entrepris (Tableau XVIII, p. 172), seuls ont donné une descendance ceux qui faisaient intervenir C. jacea L. 2x et C. jacea L. 4x comme parent maternel. Ces croisements ont donné des résultats semblables :

a) la descendance est morphologiquement semblable au parent maternel : l'apport de pollen n'a pas été suivi de l'apparition de caractères paternels dans la F_1.

b) le nombre de chromosomes des descendants est semblable à celui du parent maternel utilisé dans le croisement quel que soit celui du parent paternel utilisé (n = 11 pour C. aspera L., n = 10 pour C. calcitrapa L., n = 8 pour C. solsticialis L.)

D'après ces résultats, nous pensons qu'il s'agit, ici encore, de reproduction apomictique comme nous l'avions déjà observé lors de croisements chez C. jacea L. sensu stricto.

Nous avons donc, sur les individus ayant servi aux croisements, effectué des expériences de castration sans apport de pollen ultérieur : dans ce cas, le nombre d'akènes formés est extrêmement faible (0,30% environ). Lorsqu'il y a apport de pollen étranger, la formation d'akènes atteint des proportions variables : suivant les cas, de 1,56% à 8,39% (Tableau XVIII, page 172), mais toujours supérieure à 1%. Etant donné l'autostérilité quasi totale du C. jacea L., nous pensons que, dans ce taxon, il existe de l'apomixie pseudogamique : dans ce cas, une pollinisation est obligatoire pour le développement de l'oosphère non fécondé. Il y aurait donc entre 1,5 et 8,39% d'oosphères non réduites qui pourraient se développer par apomixie de cette façon.

D'autre part, nous avons remarqué que dans toutes ces expériences où il y a apomixie, le parent paternel joue tout de même un rôle : il n'y a possibilité d'obtenir une descendance par apomixie que lorsque le taxon utilisé comme parent paternel appartient au même groupe pollinique (G. WAGENITZ, 1955) que C. jacea L. En effet, nous avons de nombreuses fois tenté des expériences du même type entre C. jacea L. et C. scabiosa L. par exemple sans obtenir de descendance (Tableau XVIII, page 172). Or, ces deux taxons sont classés par G. WAGENITZ (1955) dans des groupes polliniques différents. Par contre, C. aspera L., C. calcitrapa L. et C. solsticialis L. qui ont été utilisés comme parent ♂ dans des expériences similaires et appartiennent au même groupe pollinique que C. jacea L. ont permis d'obtenir une descendance.

2) La F_1 est morphologiquement intermédiaire entre les deux parents : croisements jacea 2x X leucophaea.

Ces croisements font intervenir C. jacea L. diploïde et C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav. aussi diploïde dans les populations suivantes :

- C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., population n° 1034 de Peira-Cava (A.-M.) à 2n = 22 chromosomes.
- C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav., population n° 1126 du Plan du Peiron (A.-M.) à 2n = 18 chromosomes.

Nous avons déjà vu, au sujet des croisements C. jacea L. X C. maculosa Lmk. que de nombreux intermédiaires ont été décrits entre les sections Jacea Cass. et Acrolophus Cass.

La réussite de ces croisements expérimentaux confirme les observations des divers auteurs.

Dans ces deux séries de croisements, comme presque partout ailleurs dans les croisements entre sections différentes, seuls ceux qui utilisent le C. jacea L. comme parent femelle ont donné une descendance ainsi que l'indique le tableau XVIII, page 172.

Au cours de ces expériences, il y a 2,2% des fleurs qui produisent des individus semblables morphologiquement et caryologiquement au parent maternel C. jacea L. et 19% des intermédiaires entre les deux parents (Tableau XIX, page 212).

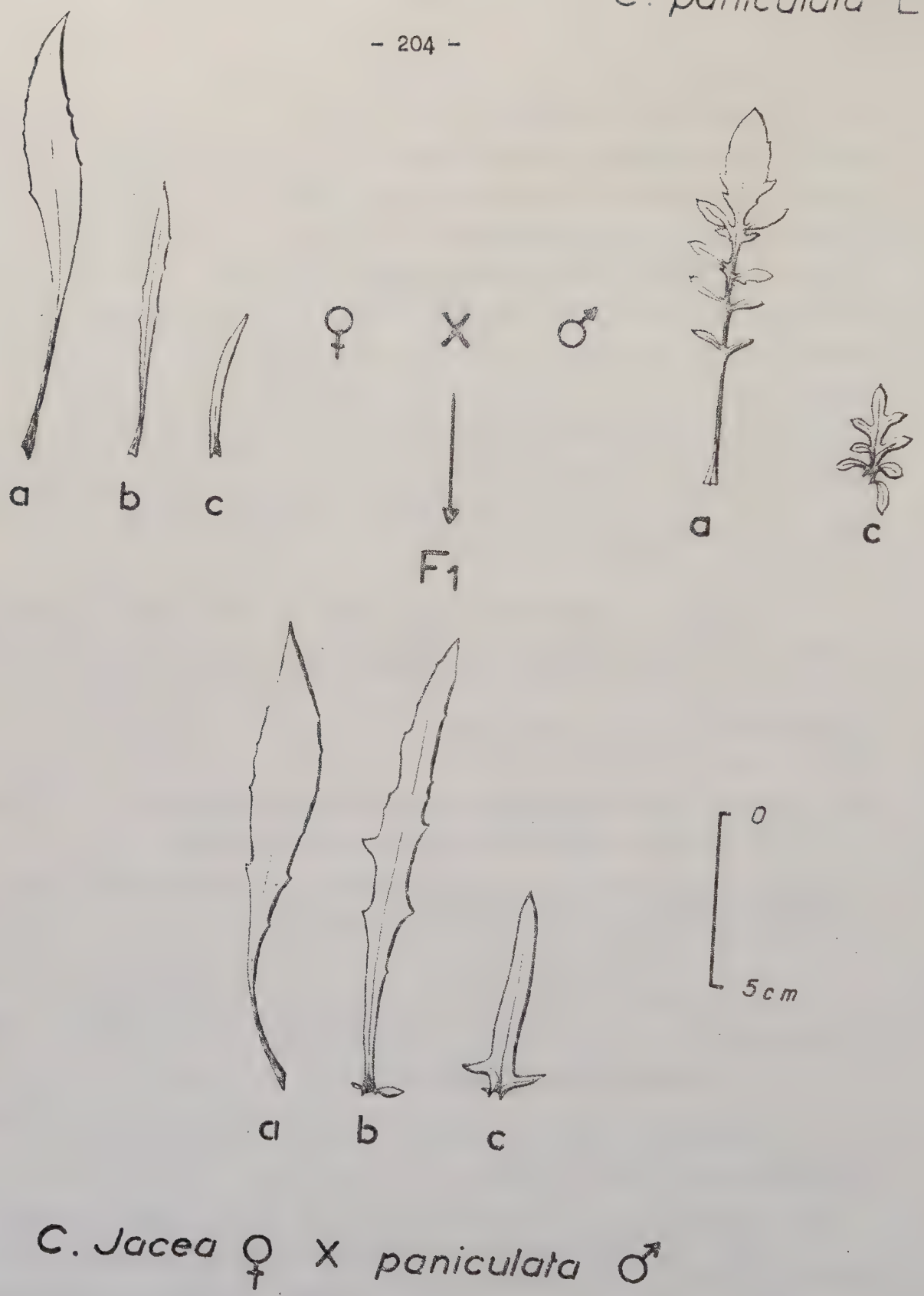


Fig. 88 - Forme des feuilles de référence chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement entre deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. et du C. paniculata L. ssp. leucophaea Briq. et Cav.

a , feuilles repères de la rosette (= R)

b , cas d'une feuille intermédiaire prélevée sur le milieu de l'axe florifère, entre les deux feuilles repères.

c , feuilles repère de la tige (= T)

Nous pensons que les 2,2% de descendants F_1 semblables au parent maternel nous ramènent au cas précédent, étudié page 204 : il y a un faible pourcentage de descendants apomictiques au cours de ces expériences. Nous étudierons ici, tout particulièrement, les 19% de descendants d'origine hybride.

Morphologie des hybrides.

Les caractères morphologiques qui permettent une différenciation immédiate du C. paniculata L., du C. jacea L, sont la forme des feuilles et la forme des appendices des écailles.

Du point de vue foliaire C. paniculata L. possède des feuilles pennatiséquées, C. jacea L. des feuilles entières, leur hybride des feuilles caulinaires lobées et auriculées (Fig. 88). Ces caractères des feuilles caulinaires apparaissent d'ailleurs sporadiquement - nous l'avons vu - dans quelques populations du C. jacea L.

Nous étudierons tout particulièrement la forme des appendices des écailles : en effet, chez C. jacea L., les appendices des écailles sont larges, entiers (Fig. 89) ; par contre, chez C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav., on observe des appendices réduits à marge pectinée. Chez leur hybride F_1, on retrouve à la fois les appendices larges du C. jacea L. et la marge pectinée du C. paniculata L.

D'autre part, les deux taxons utilisés dans le croisement ayant des fleurs rayonnantes, les hybrides F_1 possèdent aussi de telles fleurs. Il en résulte que les hybrides F_1 jacea 2x X leucophaea ont les fleurs rayonnantes et les écailles pectinées qui correspondent à la diagnose du C. pratensis Thuill. (Fig. 90).

Dans le croisement jacea 2x X leucophaea, nous arrivons donc, du point de vue morphologique, au même résultat que lors du croisement jacea 4x X maculosa. Les hybridations entre les Sections Jacea Cass. et Acrolophus Cass. tendent donc à la formation d'individus ressemblant morphologiquement au C. pratensis Thuill. D'ailleurs, lors d'une analyse factorielle des correspondances (Fig. 91) réalisée avec C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav. (population n° 1126), on remarque que ce taxon se place très près du groupe nigra-pratensis de la Section Jacea Cass. Du point de vue morphologique, ces taxons ne sont donc pas très éloignés.

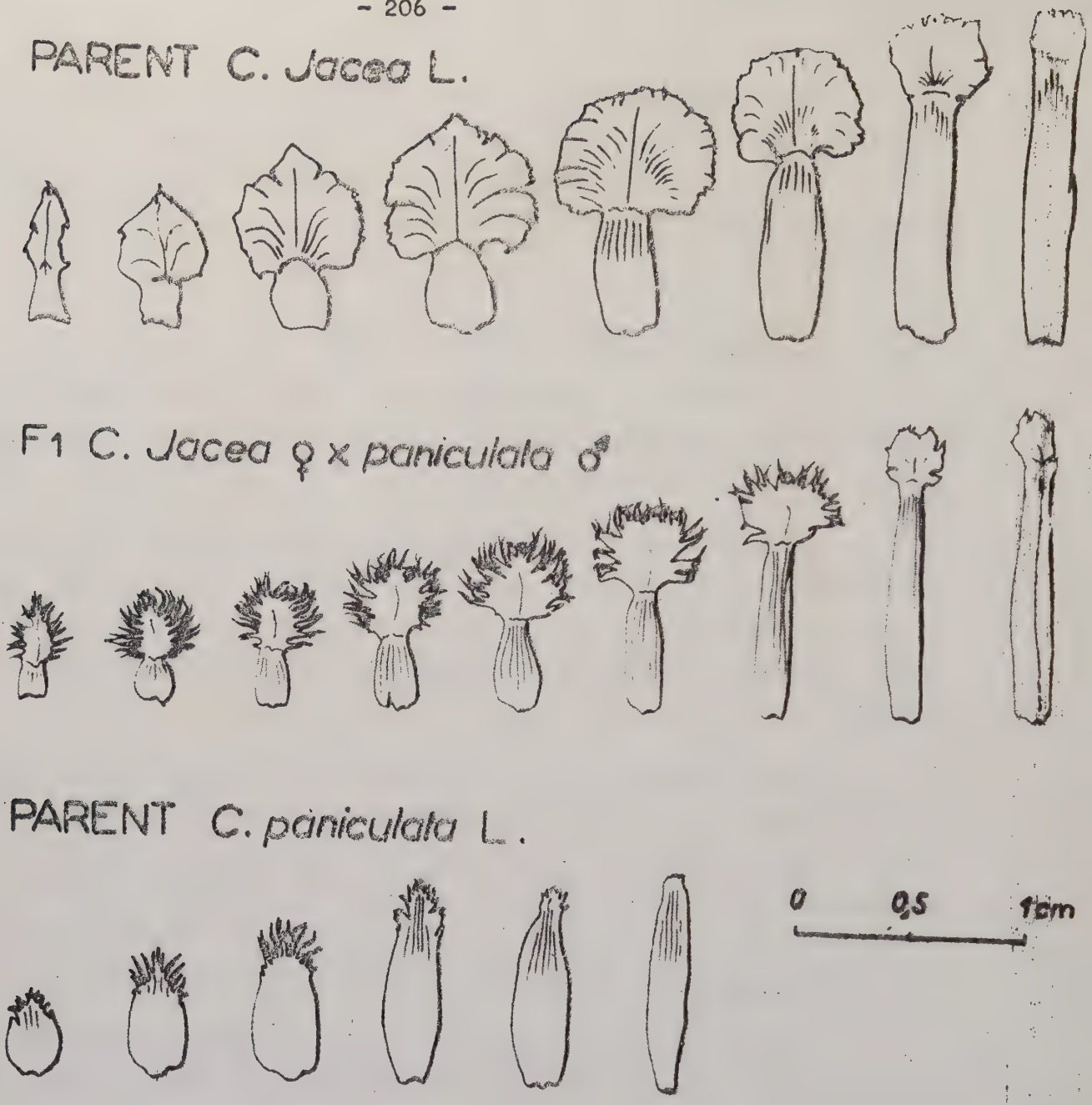


Fig. 89 - Forme des écailles de l'involucre chez les parents et l'un des hybrides F_1 lors du croisement jacea 2x X leucophaea.
Les parents utilisés sont :
- Parent ♀, C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop., population n° 1034 de Peira-Cava, A.-M.
- Parent ♂, C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav., population n° 1126 du Plan du Peiron, A.-M.

Fig. 90 - Forme des capitules chez l'un des hybrides F_1 résultant du croisement de deux individus du C. jacea L. ssp. angustifolia var. bracteata Scop. (population 1034) et du C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd)Briq. et Cav. (population 1126).

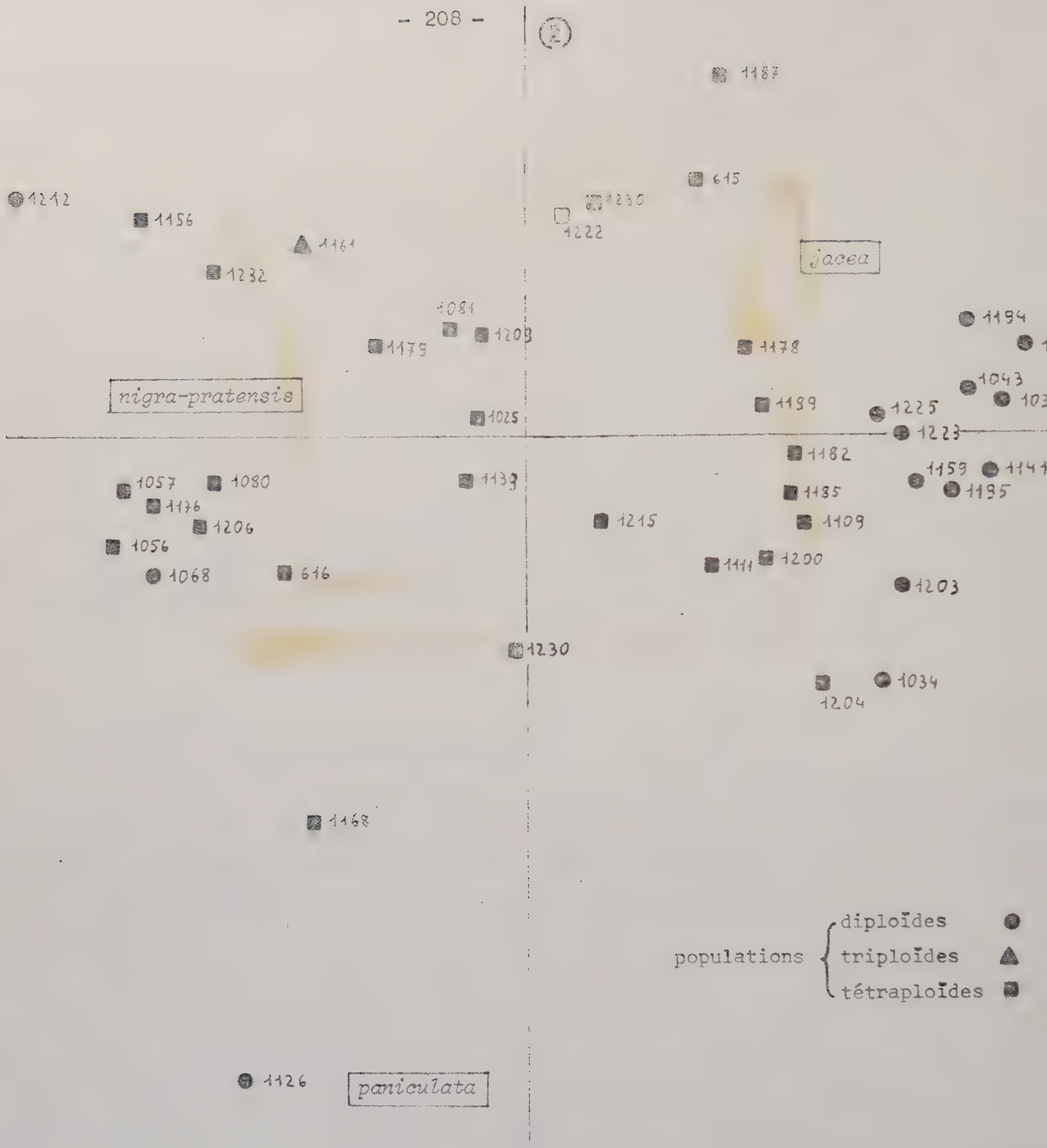


Fig. 91 - Diagramme obtenu par analyse factorielle des correspondances avec les axes M_1 et M_2. Les populations utilisées dans ce calcul appartiennent à la sous-section Eujaceae Boiss. (C. jacea L., C. nigra L. et C. pratensis Thuill.) et à la section Acrolophus Cass. (C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav.). Les nombres indiquent les différentes populations, pour leur signification voir page 225.

Caryologie des hybrides en F_1

Les parents C. jacea L. et paniculata L. n'ont pas le même nombre de chromosomes : 2n = 22 pour C. jacea L. et 2n = 18 pour C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav.

Nous avons vu qu'une partie de la descendance possède 2n = 22 chromosomes comme C. jacea L. Ces individus sont, d'autre part, morphologiquement semblables au parent ♀ utilisé dans le croisement ; nous pensons donc qu'il ne s'agit pas d'hybrides mais de descendants apomictiques.

Dans le reste de la descendance, morphologiquement intermédiaire entre les deux parents, le nombre de chromosomes est 2n = 20 en F_1.

Un examen pollinique montre que le pollen est irrégulier : en F_1, il y a 24,45% de microspores de grande taille et 75,55% de petite taille. Parallèlement, nous avons observé des méioses anormales. Donc, dans ce cas, comme pour les autres croisements interspécifiques, nous nous attendions à une stérilité au moins partielle de la F_1.

Fertilité de la F_1 - Croisements en retour.

Contrairement à ce qui se passe pour les autres expériences réalisées entre deux sections, nous avons obtenu une F_2 lors de croisements en retour ou de fécondations libres ainsi que le montre le tableau XIX, page 212. La descendance F_2 n'est pas très nombreuse puisque globalement 6,50% seulement des fleurs de la F_1 produisent des akènes. Il faut remarquer aussi que la descendance est plus nombreuse lorsque le parent jacea L. est utilisé dans le croisement en retour : en effet, le taux de descendants F_2 obtenu est de 14,24% lorsque C. jacea L. est utilisé comme parent et de 2,67% lorsque c'est C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav. qui est utilisé.

Du point de vue caryologique, la F_2 pose un gros problème : en effet, dans la descendance F_2, il y a des individus à 2n = 19, 20, 22, 23 chromosomes qui forment une série aneuploïde. Le mauvais appariement des chromosomes lors de la méiose de la F_1 provoque, en effet, une inégale répartition du matériel chromosomique à la métaphase II . . . qui semble être à l'origine du nombre de chromosomes irrégulier de la F_2.

TABLEAU XIX

Type d'expérience	Nbre de capitules en expérience	Nbre de fleurs polinisées a	Nbre d'akènes obtenus b	% Fécondité b/a	% de germination
Croisement jacea 2x ♀ (pop.1034) X leucophaea ♂ (pop.1126)					
a) résultat global	10	845	180	21,3	41,37
b) descendance apomictique		845	19	2,2	
c) descendance hybride		845	161	19	
Autofécondation de la F_1	40	2312	19	0,8	22,22
Fécondations libres de la F_1	20	1156	72	6,2	9,72
Croisements en retour					
a) résultat global	17	850	56	6,6	15,55
b) F_1 ♀ X jacea 2x ♂	7	288	41	14,2	16,66
c) F_1 ♀ X leucophaea ♂	10	562	15	2,7	13,33

Croisements en retour (F_2) et descendance F_1 obtenus lors du croisement entre C. jacea L. ssp. angustifolia Gremli var. bracteata Scop. et C. paniculata L. ssp. leucophaea (Jd) Briq. et Cav.

J. CLAUSEN (1926, 1931), O. WINGE (1940) et V. GRANT (1966) ont observé des cas semblables chez des hybrides interspécifiques des Gilia, Viola et Erophila. En particulier, chez les Gilia, V. GRANT (1966) montre, en croisant deux espèces à 2n = 36 chromosomes que les nombres de chromosomes de la F_2 s'étalent entre 2n = 37, 39, 40.. etc... jusqu'à 2n = 50. Au bout de plusieurs générations (F_4 par exemple), trois lignées ont pris naissance et se sont stabilisées à 2n = 36, 2n = 38 et 2n = 50 chromosomes.

On pourrait rechercher dans un mécanisme semblable l'origine du C. paniculata L. ssp. eu-paniculata Briq. var. esterelensis Burn. trisomique à 2n = 19 chromosomes étudié par M. GUINOCHET (1956b).

Quoiqu'il en soit, la grande particularité des hybrides obtenus réside dans leur forte ressemblance morphologique avec le C. pratensis Thuill. et dans le fait que ce soient les seuls hybrides fertiles réalisés entre individus appartenant à deux sections différentes du genre Centaurea L.

D - CONCLUSION A L'ETUDE DES CROISEMENTS INTERSECTIONS...

Par les croisements intersections que nous avons tenté de réaliser, nous avons montré que C. jacea L. pouvait se croiser avec au moins quatre taxons appartenant à des sections voisines : trois de ces croisements donnent des hybrides stériles, le quatrième des hybrides fertiles.

Dans tous les cas, ces croisements n'ont été réalisés que lorsque C. jacea L. est pris comme parent ♀, seul le croisement jacea 4x X maculosa a donné une descendance F_1 dans les deux sens.

Nous avons remarqué, en outre, que trois taxons se croisent avec C. jacea L. 2x, tandis qu'un seul se croise avec C. jacea L. 4x.

Nous avons résumé les différentes tentatives de croisements intersections réalisées dans le genre Centaurea L. par la figure 92. On remarque, d'après ce schéma, que les échanges se font surtout au niveau diploïde et que la plupart des hybrides réalisés sont stériles, excepté pour :

- C. jacea L. X C. paniculata L.
- C. calcitrapa L. X C. aspera L.
- C. scabiosa L. X C. rupestris L.

Les croisements entre taxons appartenant à des sections différentes nous ont permis de mettre en évidence de l'apomixie pseudogamique : l'apomixie a toujours été remarquée chez C. jacea L., jamais chez les autres taxons. Deux cas d'apomixie ont été décelés chez un taxon diploïde du C. jacea L., tandis que trois cas d'apomixie ont été trouvés dans des taxons tétraploïdes.

Si nous comparons les pourcentages de descendants obtenus par apomixie et par hybridation au cours de ces expériences, on peut dire que (tableau XX ci-dessous) :

a) lorsqu'il y a formation d'hybrides en F_1, la fécondité est toujours supérieure à 10% (elle est comprise entre 11 et 40%)

b) lorsqu'il y a apomixie pseudogamique, la fécondité est comprise entre 1,56 et 8,39%

c) lorsqu'il y a développement apomictique sans pollinisation, ce taux est inférieur à 1%

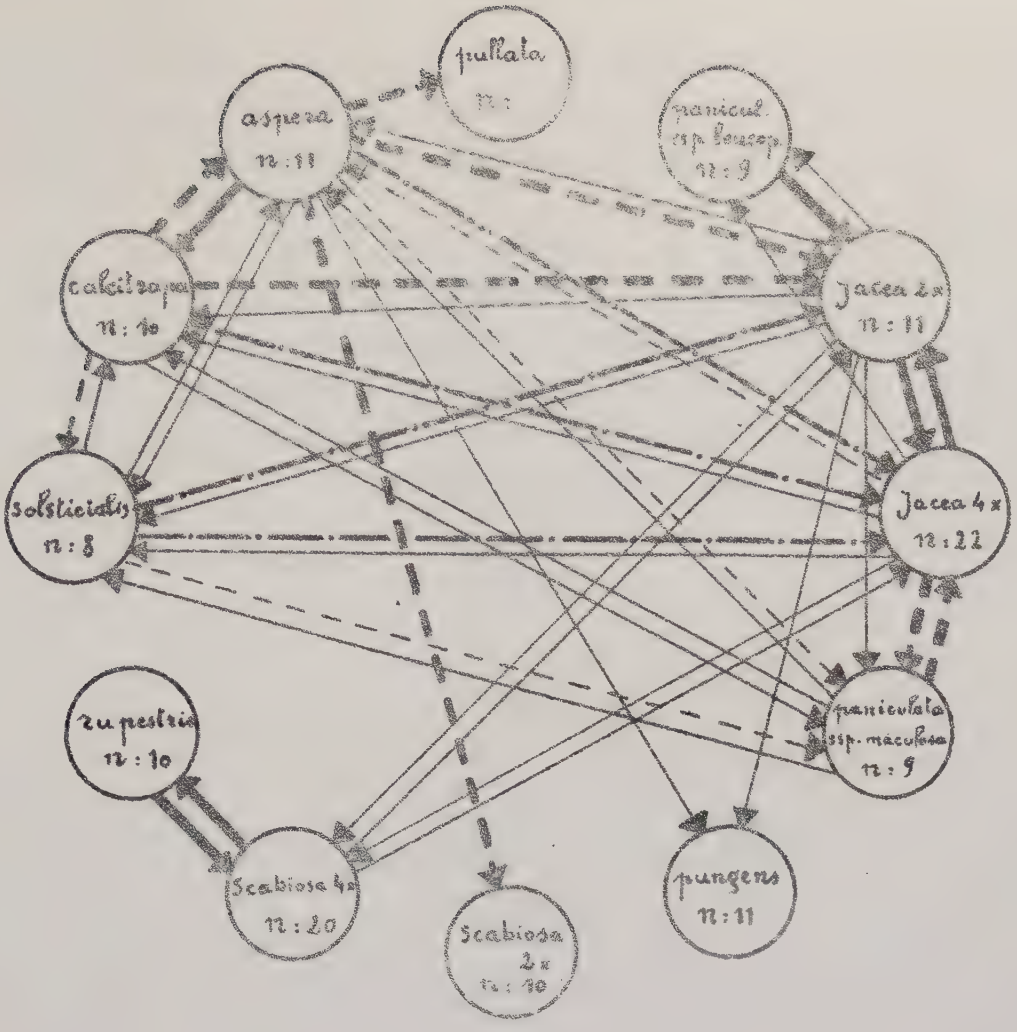
TABLEAU XX - Comparaison des pourcentages d'akènes formés par apomixie et par amphimixie.

parent ♀ / parent ♂	jacea 2x		jacea 4x	
	apomixie	hybridation	apomixie	hybridation
aspera		11,40%	1,56%	
calcitrapa		40,74%	1,58%	
paniculata				
ssp. leucophaea	2,20%	19,12%		
ssp. maculosa				21,32%
solsticialis	8,39%		3,87%	

Ces taux concordent avec ceux que nous avions déjà observés lors des croisements infraspécifiques du C. jacea L. sensu stricto.

Cependant, ces résultats posent plusieurs problèmes :

a) Comment se fait-il que, dans certaines expériences d'hybridations, il n'y ait en F_1 que des hybrides et aucun descendant apomictique (exemple jacea 2x X aspera ou jacea 2x X calcitrapa)? Il



——— Pas de restrictions dans la compatibilité (F_1 et F_2).

——— Essais de croisements sans succés.

– – – Quelques restrictions dans la compatibilité (nombreuse F_1 mais pas de F_2).

– – – Grande restriction dans la compatibilité (Quelques graines et quelques germinatio

– – – Seulement quelques hybrides occasionnels (graines mais pas germées).

—.— Descendance obtenue par apomixie pseudogamique.

Fig. 92 - Essais de croisements entre C. jacea L. sensu-stricto et quelques taxons appartenant à des sections voisines.

devrait y avoir 1 à 10% d'individus apomictiques au milieu de la descendance. Comme il n'en est rien, il faut croire que les individus formés par amphimixie éliminent les descendants formés par apomixie, dans certains cas seulement.

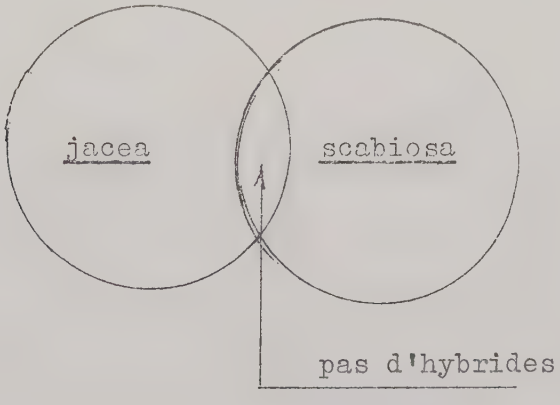
b) S'il y a aussi formation de gamètes non réduits au niveau tétraploïde, ce que confirme l'existence d'apomixie, comment explique-t-on que le nombre de chromosomes ne parvienne pas à dépasser 4x chez C. jacea L? Il faudrait penser qu'il existe une régulation qui tendrait à éliminer les nombres de chromosomes supérieurs à 44.

RESUME ET CONCLUSIONS

Les difficultés taxonomiques rencontrées au sein de la section Jacea Cass. sont vraisemblablement dues à l'origine hybridogène de ses taxons. En effet, suivant les parties de son aire C. jacea L. peut s'hybrider, nous l'avons vu, avec C. nigra L. ssp. eu-nigra Gugler, C. nigra L. ssp. nemoralis Jordan, C. uniflora Turra, C. nervosa Willd., C. pectinata L., C. phrygia All., C. paniculata L., C. aspera L. et C. calcitrapa L.

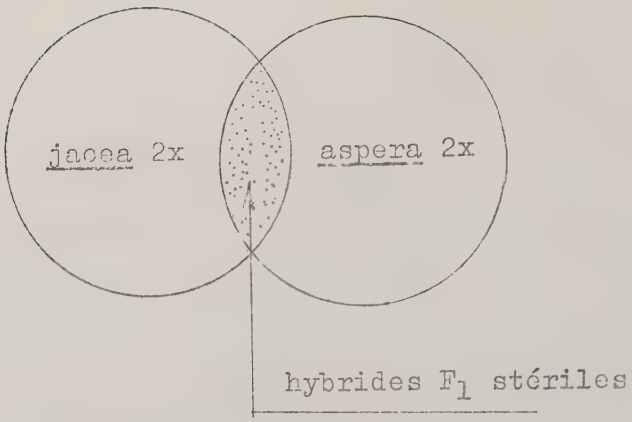
1. Il existe plusieurs degrés dans cette hybridation :

a) hybridation impossible entre C. jacea et le taxon envisagé, même si ce taxon possède une aire de répartition plus ou moins sympatrique avec celle de jacea :

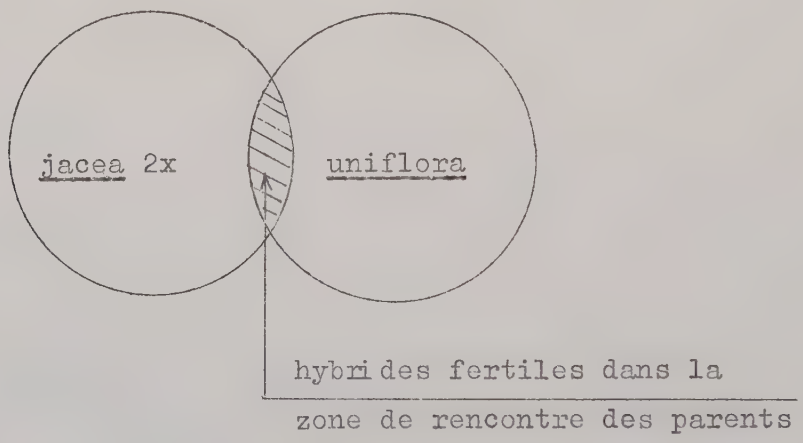


il s'agit des taxons C. jacea L., C. scabiosa L., C. solsticialis L.... Plusieurs degrés peuvent être envisagés suivant que le pollen étranger peut provoquer un développement apomictique chez C. jacea L. (par exemple C. solsticialis L.) ou non (par exemple C. scabiosa L.).

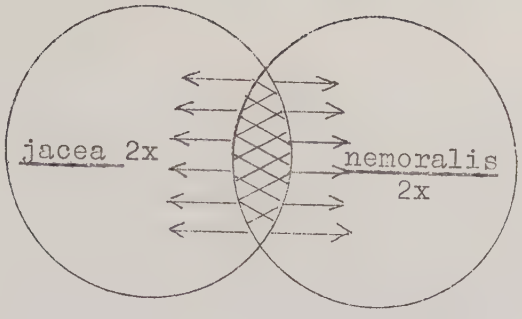
b) Dans le groupe suivant il y a formation d'hybrides F_1 mais, en général, ils n'ont jamais donné naissance à une descendance quelconque. Ils représentent la F_1 stérile de 2 taxons divergeant de façon suffisante au point de vue génétique : l'appariement des chromosomes en méiose est faible et la viabilité du pollen très basse. En conséquence, ces hybrides ne peuvent être rencontrés qu'épisodiquement et en présence d'ailleurs des deux parents. C'est le cas de C. jacea X calcitrapa de C. jacea X C. aspera, C. jacea X maculosa.



c) Hybridation réduite possible : il s'agit de la formation d'hybrides F_1 fertiles, mais la fertilité de la F_1 est faible par rapport à celle du parent jacea, ce qui fait que les hybrides sont peu nombreux et limités aux points de contacts entre les taxons envisagés. Il s'agit des hybrides C. jacea X uniflora par exemple.

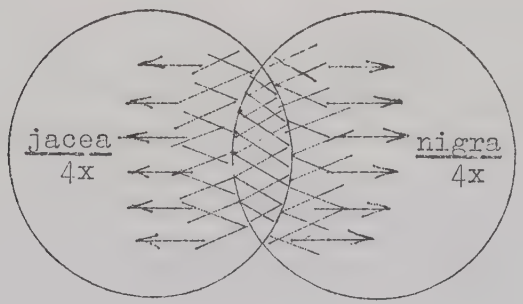


d)Formation d'hybrides fertiles, début d'introgression, mais grâce au système du développement apomictique de certains taxons, les types parentaux peuvent être encore reconnus. Les hybrides formés ont tendance néanmoins à conquérir de nouveaux territoires. C'est le cas de C. jacea L. ssp. angustifolia 2x et de C. nigra L. ssp. nemoralis 2x.



e) Introgression portant par exemple sur la pectination des écailles de l'involucre ou sur la présence de fleurs rayonnantes, intéressant les deux populations parentales originelles. Il existe quelques zones encore non affectées par l'hybridation et, dans ce cas, on peut encore envisager de reconnaître les types parentaux : il s'agit de l'introgression entre C. jacea L. et C. nigra L. tétraploïdes.

A ce niveau, les hybrides sont généralement favorisés par rapport à chacun des deux parents : germination plus facile, pieds plus vigoureux et plus florifères. Th. DOBZHANSKY (1952) parle à ce sujet de "luxuriance".



Le terme ultime de cette faculté d'hybridation est représenté par C. pratensis Thuill., taxon dans lequel nous retrouvons, à l'état permanent, les caractères des extrêmes.

La Section Jacea Cass. est caractérisée par un très grand nombre de taxons car l'extrême variabilité des caractères végétatifs et des caractères floraux avait attiré l'attention des botanistes. Nous avons établi que cette section forme un complexe dans lequel 18 cytotypes diploïdes et de nombreux taxons tétraploïdes ont été trouvés. Dans la Sous-section Phrygiae Boiss., tous les taxons sont diploïdes, en France, dans la Sous-section Jaceae Boiss., les deux cytotypes coexistent.

Les cytotypes diploïdes ont chacun une distribution géographique réduite, des préférences écologiques différentes et apparaissent comme des reliques. Parmi eux, quelques-uns sont des apomictiques facultatifs (C. bracteata Scop., C. diploïdea Guin.), d'autres sont sexuels autogames (C. uniflora Turra), enfin d'autres encore sont sexuels allogames (C. nigra L., C. nervosa Willd., C. pectinata L.). La plupart de ces taxons ne sont pas complètement isolés génétiquement, et leurs hybrides, tout au moins certains d'entre eux, sont fertiles ; on peut donc penser à une origine à partir d'un ancêtre commun, la spéciation des différents taxons n'étant pas encore complètement atteinte. Néanmoins, leur écologie et leurs aires stationnelles permettent de les diviser en trois groupes :

- le groupe jacea L. à écailles entières ou laciniées, à aire méditerranéenne, colonisant les pelouses xérophiles calcicoles.
- le groupe nigra L. à écailles pectinées, à aire atlantique, colonisant des pelouses ou des prairies neutro-acidophiles humides.

- le groupe uniflora-nervosa à écailles pectinées et appendices recourbés vers l'extérieur, localisé à l'étage subalpin des massifs montagneux (Alpes, Massif Central) dans des prairies acidophiles,

Les taxons polyploïdes sont beaucoup plus nombreux bien que la polyploïdie ne dépasse pas le stade de la tétraploïdie. Ils comprennent des formes qui ressemblent étroitement à quelques-uns des diploïdes, mais dans la grande majorité des cas, leur variation morphologique montre qu'ils combinent deux ou plusieurs des taxons diploïdes. Ils ont, d'autre part, des aires de répartition géographique beaucoup plus vastes que celles des taxons diploïdes. On peut dire que les différents taxons diploïdes sont reliés entre eux, morphologiquement et géographiquement, par un large complexe tétraploïde dont la variabilité est très importante : elle représente tous les termes de passage et les recombinaisons des caractères des diploïdes (Fig. 63) : les tétraploïdes sont donc des allopolyploïdes.

Pourtant, certains caractères morphologiques qui apparaissent dans quelques populations tétraploïdes, comme la découpure des feuilles, par exemple (caractère n° 17) sont absents chez les diploïdes de la section Jacea Cass.

L'étude des différents caractères morphologiques a montré que la plupart d'entre eux ont une variation continue (forme et taille des feuilles, forme de l'appendice de l'écaille, forme des capitules,etc...) Certains, d'après les résultats dont nous disposons, sont rès vraisemblablement de nature polygénique (forme de l'appendice de l'écaille), d'autres dûs à l'action d'un très petit nombre de gènes, un ou deux au maximum (apparition des fleurs rayonnantes). Nous avons remarqué aussi que la plupart des caractères du C. jacea L. sensu stricto sont des caractères récessifs. Comme, d'autre part, les cytotypes diploïdes de ce taxon présentent le plus grand nombre de chromosomes isobrachiaux dans la section, il semble bien qu'on puisse les considérer comme les plus anciens taxons de la section.

Dans un tel complexe, comment faire les coupures taxonomiques?

Les principales unités phénotypiques ne semblent pas séparées les une des autres par des barrières d'isolement sexuel, surtout au niveau tétraploïde. Si l'on appliquait strictement le concept génétique de l'espèce, on serait conduit à considérer la section Jacea Cass. comme une seule espèce.

Cependant, l'écologie et la chorologie des différents taxons de la section incitent à en faire des espèces différentes.

Etant donné que le point de départ de ce complexe semble se situer au niveau diploïde, il paraît judicieux d'établir les coupures au niveau diploïde et, ensuite, d'essayer de rapprocher les taxons tétraploïdes des diploïdes déjà identifiés. La tâche n'est pas aisée car les relations entre les différents taxons tétraploïdes sont si intriquées et leurs possibilités d'hybridation sont telles que les coupures sont extrêmement difficiles à établir. C'est ce qui explique les difficultés rencontrées par les différents systématiciens qui se sont intéressés à ce groupe.

Notre étude a montré que cette variabilité avait deux origines :

a) La première serait une hybridation facile entre les différents taxons de la section et même entre la Section Jacea Cass. et quelques sections voisines appartenant au même groupe pollinique (Acrolophus Cass., Calcitrapa Cass., Seridia Juss.). Comme C. Jacea L. est le seul représentant de sa section à écailles entières ou laciniées et que les autres taxons sont à écailles pectinées, les diverses hybridations entre C. jacea L. et les autres taxons du groupe tendent à masquer le caractère "écailles entières". En effet, par les diverses hybridations, on obtient une certaine convergence morphologique des hybrides qui, à quelques fluctuations près, correspondent au type "écailles pectinées" et "fleurs rayonnantes". Ces résultats posent, de façon aigüe, la signification du binôme C. pratensis Thuill. qui correspond à cette diagnose. Cette convergence morphologique des hybrides nous permet de supposer la nature hybridogène et hétérogène du C. pratensis Thuill.

b) La seconde cause de la variabilité serait due au mode de reproduction. Certaines populations du C. jacea L. font, en effet, preuve simultanément d'apomixie et d'amphimixie entre gamètes réduits ou non. La combinaison des deux systèmes de reproduction permet, d'une part, la création de génotypes nouveaux par allogamie, leur conservation et leur extension étant assurées par apomixie. D'autre part, l'amphimixie entre gamètes non réduits ou entre un gamète non réduit et un gamète réduit nous a donné la possibilité de créer des tétraploïdes expérimentaux à partir du croisement entre deux diploïdes ou entre un diploïde et un tétraploïde. Le nombre d'oosphères non réduites ayant donné des descendants soit par apomixie, soit

par amphimixie varie, selon les cas, de 1 à 10%. Ce chiffre n'est pas très élevé mais il est très important à considérer dans l'évolution actuelle des taxons.

Si les hybridations sont si facilement réalisées, comment explique-t-on la survivance des types parentaux dans la section? Nous avons observé que les taxons bien définis morphologiquement font partie de groupements végétaux différents. La plupart des cas morphologiques incertains ou difficiles ont été récoltés dans des groupements végétaux passant à l'Arrhenatherion, anthropogène. Cet exemple souligne bien, encore une fois, l'importance de l'intervention humaine dans l'évolution actuelle des taxons.

LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DES POPULATIONS CITEES DANS LE MEMOIRE

- de 0 à 1000 : envois de laboratoires étrangers
- au-dessus de 1000 : récoltes personnelles.

- 473 : C. jacea L., 2n = 22, Teolo, prov. Padoue, Italie
- 480 : C. aspera L., 2n = 22, Lagnes, Vaucluse, France
- 484 : C. solsticialis L., 2n = 16, Lagnes, Vaucluse, France
- 565 : C. jacea L., 2n = 44, Prenovel de Bise, Doubs, France
- 566 : C. jacea L., 2n = 44, Dijon, Côte d'Or, France
- 569 : C. jacea L., 2n = 22, Monte Grigna, prov. Come, Italie
- 600 : C. jacea L., 2n = 44, Steinhof, Vienne, Autriche
- 614 : C. jacea L., 2n = 44, Modane, Savoie, France
- 615 : C. jacea L., 2n = 44, Jonchery, Haute-Marne, France
- 616 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Goulven, Finistère, France
- 617 : C. nigra L., 2n = 22, Brennilis, Finistère, France
- 618 : C. nigra L., 2n = 44, St-Adrien, Seine-Maritime, France
- 621 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Montmedy, Meuse, France
- 622 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Pont-Lorois, Morbihan, France
- 627 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Bonneval-sur-Arc, près du Col de l'Iseran, Savoie, France
- 629 : C. jacea L., 2n = 22, Mont-Louis, Pyrénées-Orientales, France
- 630 : C. nigra L., 2n = 44, St-Mars-la-Brière, Sarthe, France
- 631 : C. nigra L., 2n = 22, Pisany, Charente-Maritime, France
- 633 : C. nigra L., 2n = 22, Isneauville, Seine-Maritime, France
- 635 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Lostmarch-en-Crozon, Finistère, France
- 636 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, St-Brieuc, Côtes-du-Nord, France
- 639 : C. jacea L., 2n = 22, Ile de Krk, Yougoslavie
- 640 : C. jacea L., 2n = 44, Ile de Krk, Yougoslavie
- 647 : C. nigra L., 2n = 22, Coïmbra, Portugal
- 658 : C. phrygia L., 2n = 22, Carpathes méridionales, Roumanie

- 1003 : C. nigrescens Willd., 2n = 44, Ledro, Haut Adige, Italie
- 1013 : C. jacea L., 2n = 22, La Turbie, Alpes-Maritimes, France
- 1019 : C. jacea L., 2n = 22, Col de Castillon, Alpes-Maritimes, France
- 1025 : C. jacea L., 2n = 44, Col de Turini, Alpes-Maritimes, France
- 1034 : C. jacea L., 2n = 22, Peira-Cava, Alpes-Maritimes, France

- 1035 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Fort de l'Authion, Alpes-Maritimes, France
- 1037 : C. jacea L., 2n = 22, Monte Brione, Riva del Garda, Haut Adige Italie
- 1041 : C. jacea L., 2n = 22, Mont Gorbio, Alpes-Maritimes, France
- 1043 : C. jacea L., 2n = 22, Col St-Jean, près de Sospel, Alpes-Maritimes, France
- 1056 : C. nigra L., 2n = 44, Verrières-le-Buisson, Essonne, France
- 1057 : C. nigra L., 2n = 44, Wimereux, Pas-de-Calais, France
- 1065 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Col des Fourches, près de St-Etienne de Tinée, Alpes-Maritimes, France
- 1068 : C. nigra L., 2n = 22, Lyons-la-Forêt, Eure, France
- 1080 : C. nigra L., 2n = 44, Les Andelys, Eure, France
- 1081 : C. jacea L., 2n = 44, Givricourt, près d'Alberstroff, Moselle, France
- 1091 : C. nigra L., 2n = 22, Vallée de l'Eyrieux, Ardèche, France
- 1109 : C. jacea L., 2n = 44, Comps-sur-Artuby, Var, France
- 1111 : C. jacea L., 2n = 44, Logis-du-Pin, Var, France
- 1114 : C. jacea L., 2n = 44, Caussols, Alpes-Maritimes, France
- 1126 : C. paniculata L., 2n = 18, Plan du Peiron, Alpes-Maritimes, France
- 1139 : C. jacea L., 2n = 44, La Turbie, Alpes-Maritimes, France
- 1141 : C. jacea L., 2n = 22, Pic Baudon, Alpes-Maritimes, France
- 1147 : C. calcitrapa L., 2n = 20, Passo del Braco, prov. de Gênes, Italie
- 1148a: C. jacea L., 2n = 22, Passo della Futa, prov. de Florence, Italie
- 1148b: C. jacea L., 2n = 22, Passo della Raticosa, prov. de Florence, Italie
- 1149 : C. jacea L., 2n = 22, Molveno, Haut Adige, Italie
- 1155 : C. nervosa Willd., 2n = 22, Monte Baldo, prov. de Verone, Italie
- 1156 : C. pratensis Thuill., 2n = 22, Monte Baldo, prov. de Verone, Italie
- 1158a: C. nigrescens Willd., 2n = 44, San Valentino, près du Monte Baldo, prov. de Verone, Italie
- 1158b: C. jacea L., 2n = 22, Ledro, Haut Adige, Italie
- 1159 : C. jacea L., 2n = 22, Sondrio, Valteline, Italie
- 1160 : C. nervosa Willd., 2n = 22, Col du Petit-St-Bernard, Savoie, France
- 1161 : C. pratensis Thuill., 2n = 33, 44, Col du Petit-St-Bernard, Savoie, France

- 1163 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Falaise du Grand Galibier, Savoie, France
- 1168 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, St-Médard-des-Prés, Vendée, France
- 1174 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Col de Vars, Hautes-Alpes, France
- 1175 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Las Donas, près d'Auron, Alpes-Maritimes, France
- 1176 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Barcillos, Hautes-Pyrénées, France
- 1177 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Loudenvielle, Hautes-Pyrénées, France
- 1178 : C. jacea L., 2n = 44, St-Agrève, Ardèche, France
- 1179 : C. nigrescens Willd., 2n = 44, Airolo, Tessin, Suisse
- 1182 : C. jacea L., 2n = 44, L'épine, Hautes-Alpes, France
- 1184 : C. jacea L., 2n = 44, Sorbiers, Hautes-Alpes, France
- 1185 : C. jacea L., 2n = 44, Col de Flachière, Hautes-Alpes, France
- 1187 : C. jacea L., 2n = 44, Thorenc, Alpes-Maritimes, France
- 1189 : C. jacea L., 2n = 22, Bouyon, Alpes-Maritimes, France
- 1191 : C. uniflora Turra, 2n = 22, Col de Turini, Alpes-Maritimes, France
- 1194 : C. jacea L., 2n = 22, Col de l'Able, Alpes-Maritimes, France
- 1195 : C. jacea L., 2n = 22, Col de Brauss, Alpes-Maritimes, France
- 1196 : C. jacea L., 2n = 44, Innenheim, Bas-Rhin, France
- 1199 : C. jacea L., 2n = 44, Entre-deux-Fourgs, Doubs, France
- 1200 : C. jacea L., 2n = 44, Grands Goulets, Drôme, France
- 1203 : C. jacea L., 2n = 22, Valbonne, Alpes-Maritimes, France
- 1204 : C. jacea L., 2n = 44, Trets, Bouches-du-Rhône, France
- 1206 : C. nigra L., 2n = 44, Butte de la Justice, Malesherbes, Loiret, France
- 1209 : C. jacea L., 2n = 44, Ronde-Fontaine, Doubs, France
- 1212 : C. nigra L., 2n = 22, Finiels, Mont-Lozère, Lozère, France
- 1213 : C. pectinata L., 2n = 22, Genolhac, Gard, France
- 1215 : C. jacea L., 2n = 44, L'Hospitalet, Corniche-des-Cévennes, Lozère, France
- 1217 : C. pectinata L., 2n = 22, Florac, Lozère, France
- 1219 : C. pectinata L., 2n = 22, Orgnac, Ardèche, France
- 1220 : C. jacea L., 2n = 44, Collines de Serpaize, Isère, France
- 1222 : C. jacea L., 2n = 44, Col de l'Isoard, Hautes-Alpes, France
- 1223 : C. jacea L., 2n = 22, Chiusavecchia, Alpes Ligures, prov. d'Imperia, Italie

- 1225 : C. jacea L., 2n = 22, Monesi, Alpes Ligures, prov. d'Imperia, Italie
- 1230 : C. jacea L., 2n = 44, Kalce, Slovenie, Yougoslavie
- 1232 : C. nigra L., 2n = 44, Gavarnie, Notre-Dame-des-Neiges, Hautes-Pyrénées, France
- 1238 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Haute Vallée d'Arinsal, Andorre
- 1240 : C. jacea L., 2n = 44, La Sainte Baume, Var, France
- 1246 : C. phrygia L., 2n = 22, Khimki, Moscou, U.R.S.S.
- 1248a: C. nigra L., 2n = 22, Vallée de la Viuda, prov. de Ciudad Real, Espagne
- 1248b: C. nigra L., 2n = 22, Cordillera Oretana, prov. de Tolède, Espagne
- 1251 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Les Roches d'Orival, près de Rouen, Seine-Maritime, France
- 1257 : C. jacea L., 2n = 44, La Clusaz, Haute-Savoie, France
- 1259 : C. jacea L., 2n = 44, Lac des Confins, près de La Clusaz, Haute-Savoie, France
- 1264 : C. nervosa Willd., 2n = 22, Liliaz, Val de Cogne, prov. d'Aoste, Italie
- 1265 : C. jacea L., 2n = 44, Col de l'Escrinet, près de Pourchères, Ardèche, France
- 1266 : C. nigra L., 2n = 22, Col de la Pierre Plantée, Lozère, France
- 1267 : C. jacea L., 2n = 44, Col de Montmirat, Lozère, France
- 1268 : C. nigra L. et C. pratensis Thuill., 2n = 22, entre Cabrillac et le sommet du Mont Aigoual, Lozère, France
- 1269 : C. pratensis Thuill., 2n = 22, Mont Aigoual, Gard, France
- 1270 : C. pectinata L., 2n = 22, Madières, Hérault, France
- 1272 : C. pratensis Thuill., 2n = 22, Lunas, Hérault, France
- 1275 : C. jacea L., 2n = 44, Billy, près de Vichy, Allier, France
- 1276 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, Berthaume, près de Plougonvelin, Finistère, France
- 1277 : C. jacea L., 2n = 44, Le Polygone, Fontainebleau, Seine-et-Marne, France
- 1278 : C. pratensis Thuill., 2n = 44, St-Michel-de-Kergonan, près de Plouharnel, Morbihan, France
- 1279 : C. pratensis Thuill., 2n = 22, Port Puce, près de Sauzon, Belle-Ile-en-Mer, Morbihan, France
- 1282 : C. nervosa Willd., 2n = 22, Col de Bassachaux, près de Châtel, Haute-Savoie, France
- 1283 : C. nervosa Willd., 2n = 22, Pas-de-la-Bosse, entre La Chapelle d'Abondance et les Cornettes de Bise, Haute-Savoie, France

B I B L I O G R A P H I E

- ARENES (J.), 1939 - Etude sur les Composées cynarocéphales de la flore française. II, les Centaurées de la sous-section Eujaceae Boiss. Cynarocéphales de France, 4, Paris, 47 p.

- ARENES (J.), 1948-1949 - Les Centaurées hybrides de l'herbier du Museum d'histoire naturelle. Bull. Soc. Fr. ech. Pl. vasc., 2, 1948, 33-47; 3, 1949, 27-42.

- ARENES (J.), 1957 - Les Centaurées de la sous-section Jacea. Systématique, chorologie et phylogénie. Bull. du Jard. Bot. de l'Etat de Brux. Vol. Jubil. Walter Robbins, 27, 1, 143-157.

- ANDERSON (E.), 1949 - Introgressive hybridization, New-York, 109 p.

- BABCOCK (E.B.), 1947 - The genus Crepis, I et II, Univ. Calif. Publ. Bot., 21 et 22, 1030 p.

- BABCOCK (E.B.), STEBBINS (G.L.) et JENKINS (J.A.), 1942 - Genetic evolutionary processes in Crepis. The American naturalist, 76, 337-363.

- BÄR (J.), 1914 - Die Flora des Val Onsernone (Bezirk Locarno, Kt. Tessin), Mitt. aus d. bot. Museum der Universität, Zürich (Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges., Zürich), 59, 224-563.

- BIDAULT (M.), 1968 - Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur Festuca ovina L. s.l. dans le Sud-Est de la France, Rev. Cytol. et Biol. vég., 31, 217-356.

- BOISSIER (Ed.), 1875 - Flora orientalis, 3, Genève et Bâle, 1033 p.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1925 - Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie, Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich, 70,

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1926 a - Une reconnaissance phytosociologique dans le Briançonnais, Bull. soc. Bot. Fr., 73.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1926 b - Etudes phytosociologiques en Auvergne, Rapport sur une excursion interuniversitaire, Clermont-Ferrand.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1931 - Ueber die Trockenrasen-gesellschaften des Hegaus und ihre Genese, S.I.G.M.A., 7, Beitr. Naturdenk., 14, 3.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1948 - La végétation alpine des Pyrénées-orientales, S.I.G.M.A., 98, Ann. Inst. Edaf. Ecol. y Fisiol. vég., 9, Barcelone, 306 p.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1952 - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne, C.N.R.S., Paris, 297 p.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1953 - La végétation du Mont Lozère, 80ème session dans les Cévennes et les Causses, Bull. Soc. Bot. Fr., 100, 10, 46-59.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1961 - Die Inneralpine Trockenvegetation von der Provence bis zur Steiermark, Geobotanica selecta I, Stuttgart, 273 p.

- BRAUN-BLANQUET (J.), 1966-1967 - Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlanticum, S.I.G.M.A., 172, Vegetatio, 1966, 13, 3, 117-147 et 1967, 14, 1-4, 1-126.

- BRAUN-BLANQUET (J.) et MOOR (M.), 1938 - Verband des Bromion erecti, Prodrome des groupements végétaux, Montpellier, 5, 64 p.

- BRAUN-BLANQUET (J.) et PAWLOWSKI (B.), 1931 - L'eau et l'air du sol dans l'Association à Deschampsia media et Brunella hyssopifolia, S.I.G.M.A., 10, Rev. Bot. appliqu. et Agric. trop., 11, 119-120.

- BRAUN-BLANQUET (J.), SISSINGH (G.) et VLIEGER (T.), 1939 - Klasse der Vaccinio-Piceetea, Prodrome des groupements végétaux, Montpellier, 6, 123 p.

- BRIQUET (J.), 1902 - Monographie des Centaurées des Alpes-Maritimes, Bâle, Genève et Lyon, 186 p.

- BRIQUET (J.), 1931, in BURNAT (E.), BRIQUET (J.) et CAVILLIER (F.) - Composées Cynaroïdées, Flore des Alpes-Maritimes, 7, Genève, 311 p.

- CARTIER (D.), 1965 - Un exemple d'introgression naturelle chez Plantago alpina L. et Plantago serpentina All., Bull. Soc. Bot. Fr., 112, 7-8, 379-389.

- CASSINI (H.), 1826 - Tableau méthodique des genres de la tribu des Centauriées, Dict. des Sciences Naturelles, 44, 35-36.

- CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), 1960 - Traité de Botanique systématique, Masson, Paris, 2, 1328 p.

- CLAUSEN (J.), 1926 - Genetical and cytological investigations on Viola tricolor L. and Viola arvensis Murr., Hereditas, 8, 1-156.

- CLAUSEN (J.), 1931 - Cytogenetic and taxonomic investigations on Melanium violets, Hereditas, 15, 219-308.

- CORDIER (B.), 1965 - L'analyse factorielle des correspondances, Thèse, Paris.

- COSTE (H.) et SENNEN (E.C.), 1894 - Diagnose de quelques nouveaux Centaurea et Teucrium hybrides, découverts dans l'Hérault et dans l'Aveyron, Bull. Soc. Bot. Fr., 41, 573-580.

- COSTE (H.) et SOULIE (Abbé), 1911 - Plantes nouvelles, rares ou critiques, II, Bull. Soc. Bot. Fr., 58, 358-362.

- COUTINHO (A.X.), 1939 - Flora de Portugal (Plantas vasculares), 2ème édition, Lisbonne, 938 p.

- DELAY (C.), 1947 - Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames, Rev. Cyt. et cytophysio. veg., 9, 169-223, et 10, 103-229.

- DEMARLY (Y.), 1963 - Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes, Ann. Amelior. Plantes, 13, 4, 307-400.

- DITTRICH (M.), 1966 - Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen, Bot. Jb., 88, 1, Stuttgart, 70-122.

- DITTRICH (M.), 1968 - Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus Cardueae - Centaureinae (Compositae), Willdenowia, 5, 1, 67-107.

- DOBZHANSKY (T.), 1951 - Genetics and the origin of species (3ème ed.), Columbia Univ. Press, New-York, 364 p.

- DOBZHANSKY (T.), 1952 - Nature and origin of heterosis, in : GOWEN (J. W.), Heterosis, Iowa State College Press/Ames, 218 p.

- DUFFORT (M.), 1891 - Notes critiques sur les plantes distribuées, Bull. ass. pyrénéenne, 26.

- DURAND (B.), 1963 - Le complexe Mercurialis annua L. s.l. : une étude biosystématique, Ann. Sc. Nat., Bot., 12ème série, 4, 579-736.

- EHRENDORFER (F.), 1959 - Differentiation-hybridization cycles and Polyploïdy in Achillea, Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology, 24, 142-152.

- EHRENDORFER (F.), 1962 - Les mécanismes cytogénétiques de microévolution chez les Angiospermes, Rev. Cyt. et Biol. Végét., 25, 267-275.

- ESSAD (S.), 1962 - Etude génétique et cytogénétique des espèces Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds. et de leurs hybrides, Thèse, Paris, 116 p.

- ESSAD (S.), ARNOUX (J.) et MAIA (N.), 1966 - Contrôle de validité des caryogrammes, Chromosoma, 20, 202-220.

- FAVARGER (C.), 1953 - Notes de caryologie alpine II, Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat., 76, 133-169.

- FAVARGER (C.), 1965 - Notes de caryologie alpine IV, Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat., 88, 5-60.

- FIORI (A.), 1903 - Compositae in FIORI (A.) et PAOLETTI (G.) Flora analytica d'Italia, 3, Padova, 321-349.

- FRANCHET (M.), 1880 - Notes sur quelques plantes de France rares ou peu connues, Session extraordinaire à Bayonne, Bull. Soc. Bot. Fr., 27, XXI-XXII.

- FROST (S.), 1948 - B and ring chromosomes in Centaurea scabiosa, Hereditas, 34, 255-256.

- FROST (S.), 1958 - The geographical distribution of accessory chromosomes in Centaurea scabiosa, Hereditas, 44, 75-111.

- FROST (S.), 1963 - Cytoplasmic pollen sterility in Centaurea scabiosa, Hereditas, 49, 454-456.

- FRYXELL (P.A.), 1957 - Mode of Reproduction of higher Plants, Bot. Rev., 23, 3, 135-233.

- GAJEWSKI (W.), 1959 - Evolution in the genus Geum, Evolution, Lancaster, 3, 378-388.

- GANDOGER (M.), 1875 - Flore Lyonnaise, Lyon, 322 p.

- GARDOU (C.), 1962 - Nouvelles observations sur les types diploïdes de Centaurea Jacea L. ssp. angustifolia Gremli, Rev. Cyt. et Biol. vég., 25, 3-4, 367-372.

- GARDOU (C.), 1963 - Sur l'obtention d'une majorité de descendants F_1 tétraploïdes lors du croisement du type diploïde par une souche tétraploïde chez C. jacea L., C. R. Acad. Sci. Paris, 257, 3660-3663.

- GARDOU (C.), 1967 a - Analyse du mode de reproduction chez Centaurea Jacea L. sensu lato, C. R. Acad. Sci. Paris, 265, 912-914.

- GARDOU (C.), 1967 b - Sur quelques tentatives d'hybridation expérimentale intraspécifique chez Centaurea Jacea L. s.l., C. R. Acad. Sci. Paris, 265, 1195-1198

- GARDOU (C.), 1969 - Caryosystématique des Centaurées de la section Acrocentron Cass., Bull. Soc. Bot. Fr., 116, 1-2, 29-38.

- GORENFLOT (R.), 1959 - Le polymorphisme de Plantago coronopus L., ses manifestations et ses causes, Rev. cyt. et Biol. végét., 20, 4, 237-493.

- GORENFLOT (R.), 1961 - Autotétraploïdie et autooctoploïdie expérimentales chez Plantago coronopus L., Bull. Soc. Bot. Fr., 108, 3-4, 100-114.

- GRANT (V.), 1966 - Selection for vigor and fertility in the progeny of a highly sterile species hybrid in Gilia, Genetics, 53, 4, 757-773.

- GREMLI (A.), 1878 - Excursions flora für die Schweiz, ed. 3, Aarau, 238 p.

- GUGLER (W. von), 1904 - Zur Systematik der Centaureengruppe Jacea, Mitt. bayer. bot. Ges. I, 33, 405-406.

- GUINOCHET (M.), 1938 - Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le Bassin supérieur de la Tinée, Thèse, Lyon, 458 p.

- GUINOCHET (M.), 1955 - Logique et dynamique du peuplement végétal, Paris, 143 p.

- GUINOCHET (M.), 1956 a - Sur une forme diploïde remarquable de Centaurea Jacea L., C. R. Acad. Sci. Paris, 243, 1783-1785.

- GUINOCHET (M.), 1956 b - Sur l'existence d'une forme systématique normalement trisomique chez Centaurea paniculata L., C. R. Acad. Sci. Paris, 243, 2130-2132.

- GUINOCHET (M.), 1957 - Contribution à l'étude caryologique du genre Centaurea L. sens. lat., Bull. Soc. hist. nat. Afr. Nord, 48, 282-300.

- GUINOCHET (M.) et FOISSAC (J.), 1962 - Sur les caryotypes de quelques espèces du genre Centaurea L. et leur signification taxinomique, Rev. Cyt. et Biol. végét., 25, 3-4, 373-387.

- GUINOCHET (M.) et LOGEOIS (A.), 1962 - Premières prospections caryologiques dans la flore des Alpes-Maritimes, Rev. cyt. et Biol. végét., 25, 3-4, 466-477.

- GUSTAFSSON (A.), 1946 - Apomixis in higher plants, I : the mechanism of apomixis, Lund. Univ. Arsskrift., 42, 3, 1-68.

- GUSTAFSSON (A.), 1947 - Apomixis in higher plants, II : the causal aspect of apomixis, III Biotype and species formation, Lund. Univ. Arsskrift., 43, 2, 69-180 et 43, 12, 181-370.

- HAYEK (A. von), 1918 - Kritische studien über den Formenkreis der Centaurea Jacea L. s.l., Verh. Zool. Bot. Ges. Wien., 68, 159-214.

- HOFFMANN (O.), 1897 - Compositae in ENGLER (A.) and PRANTL (K.), Die natürlich. Pflanzenfamilien, 4, 4-5, 87-387.

- KOCH (W.), 1926 - Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhaltnisse in der Nordostschweiz, Systematisch-kritische Studie, Diss. E.T.H., Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges., 61, 2.

- KOTT (S.A.), 1962 - Du nouveau dans la biologie de la Jacée (Centaurea jacea L.), en Russe, Bot. Zh-SSSR, 47, 5, 678-681.

- LINNE (C.), 1753 - Species plantarum, 1, 914.

- LOVE (A.), 1942 - Cytogenetic studies in Rumex, III, Some notes on the Scandinavian species of the genus, Hereditas, 28, 289-296.

- MARSDEN-JONES (E.M.) et TURRILL (W.B.), 1954 - British Knapweeds, a study in synthetic taxonomy, Ray society, London, 201 p.

- MOORE (R.J.), 1968 - I.O.P.B., Chromosome number reports XVIII, Taxon, 17, 4, 419-422.

- MULLER (Th.), 1962, Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio - Geranietea sanguinei, Mitt. flor. soz. Arbeitsgem, 9, 95-140.

- MUNTZING (A.), 1958 - The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of Potentilla, Hereditas, 44, 145-160.

- MUNTZING (A. et G.), 1944 - A pentaploïd F_1 hybrid between two diploid Potentilla species, Hereditas, 30, 631-638.

- MUNTZING (A. et G.), 1945 - The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic Potentilla argentea, Bot. Notiser, 49-71.

- NEGRE (R.), 1950 - Contribution à l'étude phytosociologique de l'Oisans : la haute vallée du Vénéon, Phyton, 2, 23-56.

- NYGREN (A.), 1954 - Apomixis in the Angiosperms II, Bot. Rev., 20, 10, 577-649.

- OBERDORFER (E.), 1949 - Die Pflanzengesellschaften der Wutachschlucht Beitr. naturk. Forsch. Sw. Deutschl., 8, 22-60.

- OBERDORFER (E.), 1957 - Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Iena, 564 p.

- PODUBNAJA - ARNOLDI (W.), 1931 - Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger Systematischer Fragen, Beih. Bot. Centralbl., 48, 141-237.

- ROUY (G.), 1905 - Flore de France, 9, Paris, Centaurea : 117-176.

- ROY (B.) in MARSDEN-JONES (E.M.) et TURRILL (W.B.), 1937 - Genetical studies in Centaurea scabiosa L. and C. collina L., Journ. Genet., 34, 487-495.

- ROY (B.), 1938 - Chromosome numbers in some species and hybrids of Centaurea, Journ. Genet., 35, 89-95.

- SAARISALO - TAUBERT (A.), 1966 - A study of hybridization in Centaurea, Section Jacea, in Eastern Fennoscandia, Ann. Bot. Fennici, 3, 86-95.

- SIMPSON (G.G.), ROE (A.) et LEWONTIN (R.C.), 1960 - Quantitative Zoology, New-York, 440 p.

- SMITH (G.L.), 1963 a - Studies in Potentilla L., 1. Embryological investigations into the mechanism of agamospermy in British P. tabernaemontani Aschers, New Phytol., 62, 264-282.

- SMITH (G.L.), 1963 b - Studies in Potentilla L., 2. Cytological aspects of apomixis in P. crantzii (Gr.) Beck ex Fritsch., New Phytol., 62, 283-300.

- SOKAL (R.R.) et SNEATH (P.H.A.), 1963 - Principles of numerical Taxonomy, San Francisco et Londres, 359 p.

- STEBBINS (G.L.), 1941 - Apomixis in the Angiosperms, Bot. rev., 7, 10, 507-542.

- STEBBINS (G.L.), 1957 - Variation and evolution in plants, 3ème ed., New-York, 643 p.

- THYS (J.), 1869 - Notes sur la florule des environs de Jodoigne, Bull. Soc. Roy. bot. de Belg., 7, 464.

- TONIAN (C.R.), 1968 - Le nombre de chromosomes de certaines espèces du genre Centaurea L., en russe, Akad. Nank. Armjansk. SSR, Biol. Zurnal Armenii, 21, 5, 86-96.

- TROLL (W.), 1964 - Die Infloreszenzen, Iena, 615 p.

- VANDEN - BERGHEN (C.), 1963 - Etude sur la végétation des grands Causses du Massif Central de France, Mem. Soc. Roy. Bot. Belg., 1, 265 p.

- VAN SOEST (J.L.), 1947 - Centaurea Sectie Jacea en het voorkomen in Nederland, Nederl. kruidk. Arch., 54, 68-106.

- WAGENITZ (G.), 1955 - Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung Centaurea L. sensu lato, Flora, 142, 213-279.

- WALTERS (M.) et BRIGGS (D.), 1969 - Les plantes : variation et évolution, Paris, 256 p.

- WILLDENOW (C.L.), 1804 - Species plantarum, 3, 2288.

- WINGE (O), 1940 - Taxonomic and evolutionary studies in Erophila based on cytogenetic investigations, Compt. Rend. Trav. lab. Carlsberg, Ser. Physiol., 23, 41-74.

S O M M A I R E

	Pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I : MATERIEL ET TECHNIQUES	5
I - Récolte du matériel	5
II - Méthode de culture	5
III - Technique cytologique	6
CHAPITRE II : CARACTERES CYTOLOGIQUES	9
A - Noyau interphasique	9
B.- Populations diploïdes	10
C - Populations tétraploïdes	15
CHAPITRE III : LA VARIATION MORPHOLOGIQUE	17
A - Caractères floraux	17
I - Floraison et caractères inflorescentiels	17
II - Taille et forme des capitules	26
III - Les fleurs rayonnantes	30
IV - Les étamines	32
V - Appendices des écailles	32
VI - Pappus	37
B - Caractères végétatifs	37
I - La forme des feuilles	37
II - Port et ramification	48
III - Acquisition de la pérennance	57
IV - Taille des stomates	59
V - Pilosité	61
C - Conclusion à l'étude de la variation morphologique	61
CHAPITRE IV : ETUDE BIOSYSTEMATIQUE	63
INTRODUCTION	63
A - Principes et méthodes	63
B - Metroglyphes	64
C - Analyse factorielle des correspondances	65
D - Méthodes génétiques	69
I - Analyse du mode de reproduction	69
II - Transport du pollen - pollinisation	72
III - Technique des croisements	73

Pages

BIOSYSTEMATIQUE DU C. JACEA L. SENSU-STRICTO 75

A - Populations diploïdes 75

Répartition géographique et relations phytosociologiques 75

Etude biosystématique 80

B - Populations tétraploïdes 94

C - Relations entre diploïdes et tétraploïdes. Le problème de l'apomixie 104

D - Conclusion à l'étude biosystématique du C. jacea L. sensu-stricto 111

BIOSYSTEMATIQUE DE LA SECTION JACEA CASS. 117

A - Cytologie des différents taxons de la section 117

B - Répartition géographique et phytosociologique 130

C - Etude expérimentale 140

1. Sous-section Eujaceae Boiss. 140

a) Croisements au niveau diploïde 141

b) Croisements au niveau tétraploïde 145

c) Croisements réalisés entre 2x et 4x 145

2. Sous-section Phrygiae Boiss. 149

D - Problèmes morphologiques posés dans la section Jacea Cass. 160

a) Forme de l'appendice de l'écaille 161

b) Forme des fleurs rayonnantes 164

E - Conclusion à l'étude de la section Jacea Cass.

Le problème du C. pratensis Thuill. 167

RELATIONS DU C. JACEA L. SENSU-STRICTO AVEC QUELQUES TAXONS APPARTENANT A DES SECTIONS VOISINES 169

A - Introduction 169

B - Croisements ayant donné une F_1 stérile 171

1. Croisement jacea 2x X aspera 171

2. Croisement jacea 2x X calcitrapa 182

3. Croisement jacea 4x X maculosa 195

C - Croisements ayant donné une F_1 fertile 201

1. Mise en évidence d'apomixie 202

2. Croisements jacea 2x X leucophaea 203

D - Conclusion à l'étude des croisements intersections 211

RESUME ET CONCLUSIONS 215

LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DES POPULATIONS CITEES DANS LE MEMOIRE 225

BIBLIOGRAPHIE 229